

THE UNIVERSITY
OF ILLINOIS
LIBRARY

591.4

Ar25

v. 14-15



Return this book on or before the
Latest Date stamped below.

Theft, mutilation, and underlining of books
are reasons for disciplinary action and may
result in dismissal from the University.

University of Illinois Library

APR 14 1967

FEB 13 1969

L161—O-1096

compte get ser

14-15

LE
DÉTERMINISME
ET
L'ADAPTATION MORPHOLOGIQUES
EN BIOLOGIE ANIMALE

Parus précédemment :

- Fascicule 1 (HISTOLOGIE).** Recherches sur l'origine des plastides chez les ptéridophytes. Contribution à l'étude de la cellule végétale, par L. EMBERGER, docteur ès sciences. 190 pages, avec 21 figures dans le texte et 10 planches hors texte 20 fr.
- Fascicule 2 (EMBRYOLOGIE).** L'origine indépendante du système nerveux sympathique, par René CAMUS, docteur ès sciences, assistant à la Clinique des maladies cutanées et vénériennes de l'Université de Strasbourg. 80 p. 8 fr.
- Fascicule 3 (ANATOMIE).** Recherches d'anatomie comparée sur le duodénum de l'homme et des mammifères, par F. VILLEMEN, professeur d'anatomie à l'Ecole de Médecine de Reims. 150 pages, avec 25 figures dans le texte. 18 fr.
- Fascicule 4 (MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE).** L'action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire. Caractère électif de cette action, par Ch. CHAMPY, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris. 60 pages, avec 27 figures et 9 graphiques dans le texte. 6 fr.
- Fascicule 5 (HISTOLOGIE).** Recherches sur le parenchyme des plathelminthes. Essai d'histologie comparée, par M. PRENANT, docteur ès sciences, agrégé-préparateur à l'École normale supérieure. 180 pages, avec 11 figures dans le texte et 8 planches, dont 2 en couleurs, hors texte 22 fr.
- Fascicule 6 (ANATOMIE).** La voûte tarsienne transversale. Sa formation et son mécanisme. Étude d'anatomie comparée, par André FORSTER, professeur à la Faculté de Médecine de Strasbourg, directeur du Laboratoire d'Anatomie. 192 pages, avec 38 figures dans le texte 20 fr.
- Fascicule 7 (HISTOLOGIE).** Contribution à l'étude des processus de sécrétion dans l'hypophyse, par Fr. W. STEWART. 52 pages avec 1 planche en couleurs hors texte 6 fr.
- Fascicule 8 (MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE).** Étude expérimentale sur les différences sexuelles chez les tritons. Changement de sexe expérimental, par Ch. CHAMPY. 180 pages, avec 82 figures dans le texte et 4 planches, dont une en couleurs hors texte. 25 fr.
- Fascicule 9 (HISTOLOGIE).** Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des algues, par G. MANGINOT, docteur ès sciences. 340 pages, avec 24 figures dans le texte et 16 planches hors texte. 3) fr.
- Fascicule 10 (HISTOLOGIE).** L'origine du sang dans le foie embryonnaire chez les mammifères. Sa signification au point de vue de la morphologie générale, par Max ARON, chargé de Cours à la Faculté de Médecine de Strasbourg. 125 pages, avec 9 figures dans le texte et 5 planches hors texte. 15 fr.
- Fascicule 11 (HISTOLOGIE).** Contribution à l'étude de l'histophysiologie rénale. — Les processus cytologiques de l'élimination des substances colorantes par le rein, par le Dr J. TURCHINI, licencié ès sciences naturelles, préparateur d'histologie à la Faculté de Médecine de Paris. 120 pages, avec 1 figure dans le texte et 1 planche en couleurs hors texte 15 fr.
- Fascicule 12 (ANATOMIE).** Anatomie du plexus lombaire chez l'homme, par le Dr A. BONNIOT, prosecteur à la Faculté de Médecine de Lyon. 120 pages, avec figures dans le texte et 8 planches, dont une en couleurs, hors texte. . . 16 fr.
- Fascicule 13 (ANATOMIE).** Les transformations de la musculature de l'épissime chez les vertébrés, par H.-V. VALLOIS, professeur d'anatomie à la Faculté de Médecine de Toulouse. 540 pages, avec 42 figures et 4 tableaux dans le texte. 40 fr.
-

LE
DÉTERMINISME

ET
L'ADAPTATION MORPHOLOGIQUES
EN BIOLOGIE ANIMALE

PAR
R. ANTHONY

Professeur au Muséum d'Histoire naturelle.

PREMIÈRE PARTIE
Déterminisme morphologique et morphogénie.

Avec 129 figures dans le texte.

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923

Tous droits réservés.

DU MÊME AUTEUR

A LA MÊME LIBRAIRIE

Du sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des mammifères (TRAVAUX DU LABORATOIRE D'ANATOMIE A LA FACULTÉ DE MÉDECINE DE LYON). In-8° raisin de 240 pages, avec 6 planches hors texte **4 fr.**

597.4
An 25
v. 14-15

LE DÉTERMINISME

ET

L'ADAPTATION MORPHOLOGIQUES

EN BIOLOGIE ANIMALE

AVANT-PROPOS

Définir la *vie* par opposition au mode d'existence des corps non vivants n'est pas, quoiqu'on ait pu dire, un problème inaccessible. Sa solution pourtant ne pourra jamais résulter que d'une synthèse de connaissances scientifiques parachevées (l'expression *connaissance scientifique* étant prise ici dans son sens intégral et opposée à *connaissance de fait*) tant en ce qui concerne les corps vivants qu'en ce qui concerne les corps non vivants. C'est donc un problème qui relève de la physique au sens le plus large de ce terme.

Le problème immédiat qui se pose aux biologistes du temps présent peut à mon sens se décomposer, et, en dernière analyse, se résumer ainsi :

1° Quelles sont les causes déterminantes possibles des caractères de tout ordre, morphologique ou physiologique, que l'on constate chez les corps vivants ? (*Problème du déterminisme.*)

2° Comment se fait-il que les organismes présentent une morphologie en rapport, en conformité, avec les multiples

conditions de la vie qu'ils mènent et se comportent, d'autre part, de la façon qui convient aussi aux exigences de leur préservation dans leur milieu? (*Problème de l'adaptation.*)

3° Quels sont les mécanismes dont dépendent, quelles sont les conditions qui règlent la transmission ou la non transmission d'un individu à un autre individu des caractères de tout ordre? (*Problème de l'hérédité.*)

De la définition même de la Science, systématisation des données de notre observation et de notre expérience en fonction du postulat causal, il résulte que la première de ces trois questions est fondamentale. C'est la façon dont on la résout qui dicte la réponse que l'on doit faire aux deux autres.

Il est enfin une quatrième question qu'il faut au moins mentionner, puisque l'étude des faits biologiques la soulève en nos esprits toujours avides de connaître. Elle peut s'énoncer en ces termes : D'où viennent les formes vivantes actuelles? Quelles sont les transformations qu'elles ont *effectivement* subies, au cours des temps pour aboutir à ce que nous les voyons être? Ainsi compris, le problème de la phylogénie est un problème d'ordre historique, et, à rigoureusement parler, un problème d'ordre historique de solution impossible, puisqu'il ne peut se traiter que par des moyens qui ne conduisent en histoire à aucune certitude, mais à des conjectures seulement. Son caractère seul de problème d'ordre historique, c'est-à-dire de problème soulevant seulement des questions de fait, l'éliminerait d'ailleurs du domaine de la Science, car la Science dont la raison humaine est l'instrument ne vise pas à découvrir les séquences, les causes et les effets réels des phénomènes, mais bien leurs séquences, leurs causes et leurs effets conçus possibles. Ce qui seulement regarde la Science est de s'effor-

cer d'établir la suite des divers stades par lesquels a pu passer une disposition morphologique pour aboutir à une autre disposition morphologique ; et, cette recherche dont la base est l'étude des organismes disparus est étroitement liée au problème du déterminisme et à celui de l'adaptation.

Il se trouve que le problème du déterminisme en Biologie a été, en dépit de son importance fondamentale, singulièrement négligé jusqu'ici. Je ne parle point de celui du déterminisme des faits physiologiques que l'on n'a jamais été en mesure de traiter pour ainsi dire, mais bien de celui du déterminisme des faits morphologiques seulement : l'influence des conceptions de Weismann sur l'essence des phénomènes d'hérédité, celle des vues imaginatives d'Haeckel sur la phylogénie, l'exhumation, enfin, des célèbres lois de Mendel ont dirigé la plupart des biologistes actuels vers d'autres sujets d'investigation. Quelques-uns se sont même avisés en ces tous derniers temps de refuser tout intérêt au problème du déterminisme et de l'adaptation morphologiques. Une telle opinion ne peut être que le résultat d'une trop superbe ignorance des faits de la morphologie et d'un manque de réflexion.

Quoi qu'il en soit, si quelques-uns des nombreux livres écrits au cours de ces vingt ou trente dernières années sur l'ensemble des sujets que l'on groupe sous la dénomination de Biologie générale répondent plus ou moins cependant à la façon dont il me semble qu'on doive aborder le problème biologique¹ tel qu'il se pose actuellement, la plupart des autres l'envisagent à des points de vue très différents

1. Voir par exemple : E. D. Cope. *The primary factors of Organic Evolution*, Chicago, 1896. Nouvelle édition, 1904. — O. Abel. *Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere*, Stuttgart, 1912. — R. S. Lull. *Organic Evolution*, New-York, 1917.

de celui que je considère comme le principal, c'est-à-dire le point de vue du déterminisme.

C'est cette constatation surtout qui m'a fait essayer de coordonner quelques-uns des résultats des observations et aussi des expériences que je poursuis depuis bientôt vingt-cinq ans et d'exposer mes vues personnelles sur un ensemble de questions qui me paraissent n'avoir été qu'assez rarement traitées, au moins suivant la méthode que j'ai cru devoir choisir et le point de vue qu'il m'a paru indiqué d'envisager surtout.

Mon objectif est d'apporter ici une contribution à la résolution de ces deux problèmes étroitement unis : d'abord, celui du déterminisme morphologique *sensu stricto*, m'attachant à l'examen du mécanisme possible d'établissement des caractères qui définissent ce que l'on peut appeler les types d'organisation; ensuite, celui de l'adaptation morphologique¹. Cependant, en raison des connexions intimes qu'ont entre elles les différentes questions qui se posent, je me suis trouvé naturellement amené à dépasser parfois les limites de mon sujet. Je l'ai fait pour chaque question, générale ou spéciale, dans la mesure où elle est liée au problème du déterminisme et à celui de l'adaptation morphologiques, en m'efforçant au surplus de ne jamais perdre de vue mon but principal et de tout y ramener.

Ce livre ne vise point à être l'histoire complète et intégrale d'une question ou d'un ensemble de questions; on ne doit point y chercher un nouvel exposé des doctrines évolutives accompagné de la répétition des exemples que l'on rencontre partout, un résumé ou une critique systématiquement poursuivie des vues des autres auteurs; mais

1. Voir deuxième partie.

y voir seulement la synthèse des conceptions auxquelles un travailleur est personnellement parvenu à la suite de ses recherches et de ses réflexions propres. On pourra sans doute lui faire beaucoup de reproches, mais non point celui, je crois, de manquer d'originalité, au moins à quelques égards, de faire double emploi avec quelqu'autre ouvrage paru ici ou à l'étranger, avec les livres de Cope, d'Abel ou de Lull par exemple qui, conçus dans le même esprit ou dans un esprit analogue, ont surtout traité la question par la paléontologie et du point de vue zooplastique, alors qu'au contraire, je me suis très généralement servi des animaux actuels et me suis surtout placé au point de vue de l'organoplastie. A ces livres, on peut au surplus faire une objection générale : lorsqu'on traite des adaptations des animaux fossiles, on induit nécessairement les conditions de vie des caractères constatés, et, l'on se base ensuite sur ces conditions de vie pour expliquer ces caractères. Un tel raisonnement n'est admissible que si l'on a préalablement établi qu'il existe un rapport entre certaines conditions de vie observées et certains caractères constatés. Cela on ne peut l'établir que par l'étude des organismes actuels dont on connaît l'éthologie. Peut-être sur quelques points apporterai-je aux paléontologistes la base que réclament leurs raisonnements ?

Cet ouvrage dont la substance a fait l'objet de mes leçons, soit au Muséum d'histoire naturelle (1914 et 1920), soit à l'École d'Anthropologie, contient des considérations générales et une contribution documentaire.

Dans les considérations générales, je me suis efforcé d'être clair, et, pour y parvenir, je n'ai pas reculé devant des sacrifices : contrairement aux habitudes reçues, j'ai

voulu, par exemple, étaler aux yeux du lecteur ma méthode de dialectique et le plan que j'ai suivi espérant, par ce moyen, mettre chacun à même d'apercevoir mes conclusions avant que je ne les formule. Peut-être mes efforts dans ce sens me vaudront-ils les critiques de ceux qui considèrent que le manque d'imprévu aboutit à un manque d'intérêt. Ceci ne me paraît point être vrai là où le Jugement et la Raison doivent prévaloir.

J'ai essayé d'autre part de donner à la contribution documentaire toute l'étendue que comporte le sujet, et, c'est à dessein que j'ai (sans exagérer pourtant) multiplié et développé longuement les exemples. Le lecteur remarquera d'abord que je les ai presque toujours tirés de mes propres travaux ou de ceux de mes collaborateurs directs et de mes élèves, ensuite que je les ai presque toujours empruntés à l'histoire des Vertébrés, plus particulièrement même à celle des Mammifères, ou à l'histoire des Mollusques. Il n'est point d'organismes en effet qui se prêtent aussi bien que ceux-là à l'illustration des considérations générales que j'ai voulu développer.

Voici l'énumération de ce que contiendra cet ouvrage :

Première partie (Tome I).

DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE
ET MORPHOGÉNIE

- LIVRE I. — Les problèmes de la Biologie et celui du Déterminisme morphologique en particulier.
- LIVRE II. — Les facteurs et les processus morphogéniques.
- LIVRE III. — La Morphogénie et ses méthodes.

Deuxième partie (Tome II).

ADAPTATION MORPHOLOGIQUE ET ÉVOLUTION	LIVRE I. — Le problème de l'adaptation morphologique.
	LIVRE II. — Etude concrète des types adaptatifs.
	LIVRE III. — Evolution et Phylogénie.

Mes figures sont toutes originales ; quelques-unes ont déjà paru dans mes publications précédentes ; les autres, et c'est la plupart, paraissent ici pour la première fois.

R. ANTHONY.

Laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'histoire naturelle.

PREMIÈRE PARTIE
DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE
ET MORPHOGÉNIE

LIVRE PREMIER
LES PROBLÈMES DE LA BIOLOGIE
ET CELUI DU DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE
EN PARTICULIER

CHAPITRE PREMIER
LES DEUX MANIÈRES DE PENSER EN BIOLOGIE

Il est deux manières possibles de penser en Biologie.

L'une est d'admettre que le postulat causal sur lequel nous basons notre connaissance scientifique est valable avec toutes ses conséquences, sans restrictions ni réserves, pour les choses vivantes aussi bien que pour les choses non vivantes.

L'autre est de considérer que les êtres vivants réclament au contraire des lois propres qui ne peuvent se réduire à celles de la matière brute (vitalisme).

Pour comprendre comment s'est développée cette dernière tendance de l'esprit encore persistante chez nombre de biologistes, il faut remonter jusqu'au temps où l'on con-

cevait la nature vivante comme le modèle de la nature entière. L'hylozoïsme antique¹ n'était à tout prendre qu'une forme étendue de l'anthropomorphisme, manière de penser caractéristique des mentalités primitives et incultes, et, qui reste commune encore aujourd'hui à ceux qu'un manque d'expérience logique empêche de pouvoir s'imaginer les choses que leurs sens leur donnent autrement qu'en les rapportant à eux.

Ce fut un progrès lorsqu'Aristote fit de la vie un principe distinct de celui de l'existence des corps bruts; mais, ce progrès instituait déjà cette tendance d'esprit qui constitue le *Vitalisme*.

Cependant, à mesure que l'on comprend mieux ce qu'est véritablement la Science, fruit de la pensée humaine, son origine et ses fondements, ce qui en fait la valeur, le vitalisme cède du terrain. Et, l'on voit de plus en plus nettement que c'est en fin de compte nier la Science qu'admettre que les postulats que l'on pose à sa base peuvent souffrir des exceptions.

1. Des traces persistantes d'hylozoïsme se discernent encore de nos jours dans les spéculations des sociologues, lorsqu'ils veulent voir une société, un état, comme un organisme naissant, se développant et mourant suivant un cycle comparable à celui de l'existence d'un individu, au lieu d'y reconnaître de simples institutions humaines que les hommes qui jugent et délibèrent établissent et modifient suivant leurs besoins, perfectionnent quand ils en sont capables, et, parfois aussi, quand leur intérêt leur échappe, laissent périliter.

CHAPITRE II

LA CHOSE VIVANTE ET LA VIE

§ 1. — LA CHOSE VIVANTE¹

La plus générale de toutes les déductions qui résultent du postulat causal, en même temps que la plus générale des lois auxquelles l'observation conduit, est le principe de changement et de continuité.

Le changement et la continuité s'observent dans la nature vivante, comme dans la nature inerte : tout individu vivant change incessamment au cours de sa vie, se continue par ses descendants et prolonge ses ascendants... Contrairement, cependant, à ce que l'on observe dans la nature inerte, la continuité n'existerait dans la nature vivante qu'à l'intérieur de certaines limites, si l'on considère qu'il y a des espèces fixes et ne se pénétrant pas. Les choses vivantes seraient donc essentiellement différentes des choses non vivantes par leurs propriétés les plus générales, et les vitalistes auraient raison de vouloir les en séparer. Mais, on a fait valoir tant et de si forts arguments, on a rassemblé tant de faits en faveur du transformisme, qu'il n'est vraiment plus possible de se placer à ce point de vue lorsque l'on veut essayer de légitimer une telle séparation.

1. Ce paragraphe a paru sous forme d'article dans la *Revue anthropologique*, nov.-déc. 1919. Je ne lui ai fait subir ici que de légères modifications.

Plus que celle du principe de changement et de continuité, l'application en Biologie du principe d'inertie, autre conséquence du postulat causal, me paraît susciter à ceux qui combattent le vitalisme des objections difficiles à écarter.

On sait que le principe d'inertie peut s'exprimer d'une façon générale en disant que rien ne peut apporter de changement en soi ; il est aussi susceptible de s'énoncer suivant cette formule connue et dont les termes peuvent paraître particulièrement convenir aux choses vivantes, à savoir que tout être tend et ne peut que tendre à persévérer en son être¹.

Que, par sa conduite, tout être vivant tende et ne puisse que tendre à persévérer en son être est d'habitude admis sans discussion, s'il s'agit de l'activité d'animaux autres que l'Homme ; et, pour rendre compte du sens de cette activité, on fait depuis longtemps intervenir *l'instinct de conservation*, ce qui n'est d'ailleurs qu'une simple expression de langage et n'explique rien. Mais s'il s'agit de l'activité

1. Voir Spinoza, *Ethica ordine geometrico demonstrata*, p. 3, Prop. IV, VI, VII. La proposition VII dont la démonstration résulte principalement de celles des propositions IV et VI, s'énonce ainsi : « L'effort par lequel toute chose s'efforce de persévérer dans son être n'est rien autre que l'essence actuelle de cette chose » (Trad. R. Lantzenberg, Paris, Flammarion, 1908) ; ce qui revient à dire : toute chose ne peut que tendre à persévérer en soi.

Nietzsche (*Par delà le Bien et le Mal*. Trad. L. Weiscopef et G. Art. Paris, Société du *Mercur de France*, 1908, § 13) qualifie, ainsi que je le rappelais ailleurs (R. Anthony : *La Force et le Droit. Le prétendu droit biologique*, Bibliothèque de Philosophie contemporaine, Paris. F. Alcan, 1917, p. 40), de « principe téléologique » l'effort pour persévérer dans l'être. On ne peut nier que la phrase citée de Spinoza, et tout aussi bien dans le texte latin que dans la traduction, paraît exprimer une conception finaliste. Mais, lorsque l'on comprend bien la pensée de l'auteur, on voit clairement qu'il ne s'agit que d'une pure apparence tenant uniquement au langage fait pour une conception téléologique, et non pour une conception rationnelle, de l'Univers.

On pourrait de même critiquer cette façon de parler de *l'effort d'une chose*. Là encore, c'est le langage imposé à l'expression de la pensée de l'auteur et non cette pensée même qu'il faut incriminer.

Il est certain que l'on serait incompris et que l'on tomberait dans le ridicule si l'on essayait d'approprier exactement, en toutes les circonstances, les langages humains à l'exposé de questions du genre de celles qui sont abordées ici. Berkeley, pour qui le problème de l'accord de l'expression avec les principes se posait avec une acuité toute particulière, disait avec raison que, si nous devons penser avec les savants, nous sommes tenus de parler comme le vulgaire.

humaine, on ne l'admet pas aussi facilement ; la pensée qu'un homme ne peut que tendre, par les divers actes dont est faite sa conduite, à persévérer dans son être répugne au sentiment que nous avons de notre liberté.

Les arguments opposables à la doctrine du libre arbitre qui est surtout fondée sur une confusion du subjectif et de l'objectif, peuvent tous se ramener à celui-ci : croire à la liberté, dans le sens détourné où l'on prend ici ce terme¹, est croire à la possibilité d'effets sans causes², par conséquent rejeter le fondement même de la science humaine. En dépit de toutes les subtilités de raisonnement, la force de cet argument classique me paraît suffisante pour me dispenser d'insister.

Pour combattre l'application, non seulement aux hommes, mais à tous les organismes, du principe d'inertie, conséquence du postulat causal, on peut, en se basant sur l'observation et sur l'expérience, faire valoir un autre et, au surplus, infiniment meilleur argument ; je crois même qu'avec les conceptions courantes en Biologie, il est impossible d'y répondre. C'est cet argument que je vais exposer pour essayer de le détruire.

L'être vivant, pourrait-on dire, ne fait pas de toute évidence que tendre à persévérer en soi, puisque du seul fait qu'il meurt *naturellement*, que son existence a un terme fatal, on doit conclure qu'il existe en lui quelque chose qui tend à sa fin. Il est donc essentiellement différent des choses non vivantes qui, obéissant strictement au contraire au principe

1. Le seul sens du mot « liberté » ne peut être en effet que celui d'absence d'empêchement. Voir à ce sujet : R. Anthony, *La Force et le Droit. Le prétendu droit biologique*, Bibliothèque de Philosophie contemporaine, Paris, F. Alcan, 1917, p. 33.

2. « Un traité philosophique de la liberté, a dit excellemment Helvetius (*De l'Esprit*, Discours II, chap. iv), ne serait qu'un traité des effets sans causes. »

de causalité, ne se modifient que sous l'action de causes extérieures.

Voilà quel est, à mon sens, le dernier retranchement derrière lequel le vitalisme peut vouloir s'abriter. Je me crois en mesure de démontrer, en précisant la notion de chose vivante, que cette objection, dont on ne peut nier la force, ne saurait subsister non plus, que cette position en apparence si solide ne l'est pas plus que les autres qui, une à une, ont cédé.

Extériorisant les données des organes des sens, c'est-à-dire les sensations, l'esprit humain pose les choses. On entend par « chose » tout état de la matière caractérisé par une certaine continuité dans l'espace, c'est-à-dire par l'unité. Comme conséquence du principe causal, toute chose ne peut se modifier que sous l'action de causes extérieures qui interviennent ; en soi, elle ne peut être conçue que comme stable, c'est-à-dire telle que l'on n'y puisse rien trouver qui implique sa transformation, son passage à une autre chose.

Il convient d'abord de se demander si le terme « chose » peut s'appliquer à un être vivant. Ce ne semble pas être l'avis de Bergson pour qui un être vivant ne saurait être comparé à un objet¹. A mon sens, et, en dépit des arguments de ce philosophe, il est au contraire on ne peut plus légitime de voir un être vivant comme un objet, puisqu'il ne saurait y avoir d'autre définition de l'objet qu'un ensemble de sensations concomitantes ou contiguës.

Mais à quoi peut alors correspondre le terme « chose » en Biologie ?

1. Bergson, *L'évolution créatrice*, 17^e édit., Paris, F. Alcan, 1914, p. 46.

La chose vivante est-elle ce que dans le langage courant nous appelons « l'individu » ? Et d'abord qu'est-ce que l'individu ? Il semble que tout le monde le sache. Cependant, lorsqu'on examine la question de très près, on s'aperçoit que sa solution comporte les plus grandes difficultés. C'est sans aucun doute, dira-t-on, par la continuité dans l'espace, c'est-à-dire l'unité, et par la continuité dans le temps qu'il convient de définir l'individu. Reste à examiner comment ce double critère est susceptible de s'appliquer aux différents cas.

Je suis un individu parce qu'il y a, à tous égards, en moi continuité évidente. Mon corps forme un tout dont les parties sont en connexion intime et fonctionnent dépendamment les unes des autres, en d'autres termes, il est un. De plus, l'adulte que je suis continue de toute évidence l'enfant que j'étais ; à travers les modifications, les transformations qu'il a subies depuis ma naissance, qu'il subira jusqu'à ma mort, mon corps est toujours resté et restera toujours mon corps. Je me rappelle les faits de mon enfance, et, plus tard, je me souviendrai encore des événements de mon âge mûr. J'ai le sentiment de la continuité de mon moi.

Si j'examine maintenant le cas d'un animal qui, au cours de son développement, subit des métamorphoses, je m'aperçois immédiatement qu'il est tout différent du mien. L'existence d'un papillon est le tableau d'une discontinuité flagrante dans le temps, et, si cela est vrai dans une certaine mesure lorsqu'on envisage le point de vue anatomique, c'est plus vrai encore, semble-t-il, lorsque l'on essaye de se placer à celui du psychisme. Certes, le corps du papillon résulte bien de la transformation de celui de la chenille, mais la chenille possède des organes morphologiquement

définis que le papillon n'a plus, de même que le papillon en possède qui, morphologiquement parlant, n'existaient point chez la chenille. Et non seulement la forme, mais les manières d'être, l'habitus sont tout différents. La personnalité ne paraît pas pouvoir être la même. Dans la mesure où, en une telle matière, nos inductions par analogie peuvent être légitimes, il semble qu'il faille considérer que, si les papillons ont une mémoire comparable à la nôtre, il est peu probable qu'ils puissent se souvenir du temps où ils étaient chenilles.

Des difficultés analogues à celle que nous venons de rencontrer surgiraient aussi si nous voulions appliquer à certains autres êtres vivants, et de la même façon que nous l'avons fait pour l'Homme, le critère de la continuité dans l'espace, c'est-à-dire de l'unité. Tous les *Pelargoniums* d'un jardin, de plusieurs jardins situés en plusieurs régions différentes, provenant tous par boutures les uns des autres, constituent-ils un seul et même individu ? Oui, sans doute, si l'on prend la continuité dans le temps comme critère, non si l'on s'en rapporte à celui de la continuité dans l'espace. La Méduse est-elle le même individu que le Polype ? Le polype reste fixé, alors que la méduse voyage, flottant libre au gré des courants. Et du polype peuvent se détacher plusieurs méduses. Le polype peut mourir et la méduse vivre encore. L'individu est en quelque sorte disséminé, et chacune de ses parties vit d'une façon indépendante. Le défaut d'unité est flagrant.

Devant les diverses difficultés qui surgissent ainsi en face de chaque cas que l'on veut analyser, faut-il donc se résoudre à des concessions extrêmes, faut-il renoncer à vouloir utiliser rigoureusement le double critère de la continuité

dans l'espace et dans le temps, faut-il admettre conventionnellement que l'individu, quelles que soient les discontinuités qu'il présente tant par rapport à l'espace que par rapport au temps, commence soit à la fécondation de l'œuf, soit à la naissance, c'est-à-dire à partir du moment où il mène une vie indépendante et propre, et finit au moment où il meurt ?

A qui voudrait faire partir le début de l'individualité de la naissance, on pourrait avant tout objecter que ce que nous appelons « naissance » n'est pas un phénomène de signification consistante, puisqu'il n'est pas comparable dans tous les cas, même si on le considère dans le groupe restreint des Vertébrés où tous les faits qui se rattachent à la sexualité présentent pourtant une homogénéité indéniable.

La naissance de l'Oiseau correspond-elle au moment où le poussin sort de l'œuf ou bien à celui où ce dernier sort de l'oviducte de la mère ? Dans le second cas, elle ne correspondrait ni à celle d'un Mammifère tel que l'Homme, ni à celle d'un poisson tel que le Saumon, puisque chez le Saumon l'œuf est pondu avant même que d'être fécondé. Le terme « naissance » ne correspond en somme à rien de fixe ou de précis. La naissance peut se produire à un moment quelconque de l'évolution ontogénique : tantôt c'est l'œuf qui naît même avant la fécondation ; tantôt il naît une fois fécondé et se développe ensuite ; tantôt il se développe et libère le fœtus à l'intérieur de la mère, c'est alors le fœtus qui naît ; et ce dernier peut encore être plus ou moins avancé dans son développement au moment de sa libération, c'est-à-dire de sa naissance : parmi les seuls Mammifères, dans le seul groupe des Rongeurs, le jeune Cobaye

par exemple naît beaucoup plus vieux que le jeune Lapin¹.

On ne peut donc, et même à ne considérer que les seuls Vertébrés, à ne considérer même que les Mammifères, songer à faire partir le début de l'individualité du moment de la naissance.

Il semble *a priori* qu'en se basant sur le moment de la fécondation de l'œuf, on doive éviter toute imprécision. Mais ne pourrait-on objecter encore les cas de parthénogénèse : les rejets d'œufs non fécondés constitueraient donc avec le géniteur un seul et même individu.

Il résulte, en somme, de ces considérations que l'on pourrait indéfiniment prolonger, qu'il est impossible de donner de l'individualité une définition précise s'appliquant à tous les cas. « Pour que l'individualité fût parfaite, dit Bergson², il faudrait qu'aucune partie de l'organisme détachée ne pût vivre séparément... C'est donc en vain qu'on lui demande (au biologiste) une définition de l'individualité formulable une fois pour toutes et applicable automatiquement. » Bergson a tout à fait raison à mon avis ; mais cette juste

1. Le Cobaye porte 63 jours et le Lapin 30 jours seulement. On sait aussi que, d'une façon générale, chez les Marsupiaux, la gestation est très abrégée et que les petits naissent à un état de développement particulièrement peu avancé.

Le cas de l'Ours est complexe et spécial. L'Ours est à la naissance, et par rapport à l'adulte, de taille beaucoup plus réduite que le Tigre ou le Lion. D'après la documentation que je possède, le rapport du poids du nouveau-né à celui de l'adulte est chez l'Ours blanc [*Ursus (Thalassarcos) maritimus* L.] $\frac{1}{620}$ environ, chez l'Ours brun (*Ursus arctos* L.) $\frac{1}{320}$ environ ; chez le Lion ce rapport est

$\frac{1}{120}$ et chez le Tigre $\frac{1}{80}$ environ. Le cerveau de l'Ours nouveau-né, répondant à cette taille somatique réduite, est encore presque complètement lisse, alors que celui du Tigre et celui du Lion nouveau-nés possèdent déjà leurs plissements fondamentaux. Notons pourtant qu'en dépit de son petit volume, l'Ours nouveau-né est déjà couvert de poils, que son ossification est aussi avancée que celle de n'importe quel autre carnassier à sa naissance et qu'enfin la gestation de l'Ourse ne semble nullement abrégée : elle serait d'après les auteurs de 180 jours, alors que celle des femelles de Tigre et de Lion ne serait que de 108 jours. Nous ne savons pas encore comment il se fait que l'Ours soit si petit à sa naissance.

2. Bergson, *L'évolution créatrice*, 18^e édit., Paris, F. Alcan, 1914, p. 14.

constatation ne me paraît nullement autoriser les conclusions qu'il en tire, à savoir que l'être vivant ne doit pas être vu comme un objet.

Supposons pourtant, en dépit des faits contradictoires, que le problème soit résolu de manière satisfaisante, et, admettons que l'individu soit en somme ce que, dans le langage courant, on désigne par ce terme dans le groupe des Mammifères d'une façon générale, un Homme, par exemple, depuis le moment de la fécondation de l'œuf dont il proviendra jusqu'à celui de sa mort. Et remarquons que, si l'on élimine toute considération relative à l'unité dans le temps et dans l'espace, ce critère peut être considéré comme s'appliquant à tous les êtres vivants, puisqu'il s'avère que, partout, la fécondation se produit, sinon à chaque naissance (cas des naissances parthénogénétiques), du moins à un moment quelconque, au cours de l'existence de la lignée, les formes où on ne la connaît pas diminuant de jour en jour¹. L'individu ainsi compris peut-il être la chose vivante ?

La vie, manière d'être particulière des choses vivantes, si on la considère chez l'individu, implique logiquement la mort, c'est-à-dire cette modification de laquelle il résulte qu'un objet vivant devient un objet non vivant, et, cela, par le fait seul que la vie comporte le fonctionnement et que le fonctionnement implique l'usure². Si la vie implique nécessairement la mort, s'il faut que tout individu meure après avoir vécu, et, par cela seul qu'il a vécu, la cause même de la

1. Voir plus loin les remarques faites à propos de la reproduction sexuée des Champignons basidiomycètes.

2. Marinesco (*Revue scient.*, mai 1914) insiste avec raison sur ce que la vieillesse et la mort sont des phénomènes normaux et nécessaires ; et, plus récemment (*Revue scient.*, 26 nov. 1921), A. Lumière a montré que les colloïdes, siège de tous les échanges qui constituent la vie, évoluent fatalement vers la *flocculation* qui aboutit à leur mort.

mort existe en lui ; si donc la chose vivante est représentée par l'individu, le postulat causal ne vaut pas pour elle.

Cette déduction rationnelle de principes généraux, à savoir que la vie individuelle implique la mort n'est pas, en dépit de Metchnikoff, contredite par les données de l'observation¹, car on ne peut pas conclure des cas où la mort n'a pas été constatée qu'on ne l'eût point constatée si l'on eût observé plus longtemps.

Mais, ce n'est pas seulement la mort individuelle qui, étant admise la conception que la chose vivante est représentée par l'individu, contredit les conséquences du postulat causal en Biologie, certains des actes que les individus accomplissent sont encore manifestement contraires à la tendance nécessaire de tout être à persévérer en soi. Ne voit-on pas, dans l'espèce humaine, une mère, non pas seulement exposer, mais sacrifier délibérément sa vie pour protéger sa progéniture ; la littérature zoologique offre de nom-

1. Dans les *Essais optimistes* (Paris, A. Maloine, 1914) de E. Metchnikoff, on peut relever de nombreux passages qui montrent bien que l'auteur, à travers toutes ses réticences et même ses contradictions, ne considère finalement ni la mort, ni par conséquent la décrépitude comme les aboutissants naturels et normaux de la vie. « Dans la nature, dit-il, page 130, la mort accidentelle est tellement prédominante que l'on s'est demandé même si la mort naturelle existe réellement. Autrefois, on pensait que cette mort était la fin inévitable de toute vie et que le principe même de l'organisation contenait déjà le germe de cette fin. Aussi a-t-on été très étonné de constater que, chez beaucoup d'organismes inférieurs, la mort ne survient que par accidents, et, que, mis à l'abri de toute intervention brutale, ces êtres ne meurent pas »..... « Mais (p. 133), ce ne sont pas seulement les organismes microscopiques qui grâce à leur vie individuelle très courte, échappent à la mort naturelle. » Si, d'après Metchnikoff, une vie individuelle *très courte* peut mettre à l'abri de la mort naturelle, il en est de même d'une vie individuelle très longue. « Parmi les plantes supérieures (p. 134), il y en a beaucoup qui atteignent des dimensions colossales et qui cependant ne meurent qu'à la suite d'accidents. Dans leur organisation on ne trouve rien qui indiquerait la nécessité ou même la possibilité d'une mort naturelle occasionnée par des conditions intérieures de leur structure intime. » Suivent quelques exemples, notamment celui du fameux Dragonnier de Ténériffe qui fut abattu en 1868 par une tempête et dont l'existence a pu être évaluée à plusieurs milliers d'années. Il est absurde, au sens philosophique du mot, de dire qu'une vie individuelle très courte ou très longue peut mettre à l'abri de la mort naturelle ; quand on dit d'une vie individuelle qu'elle est courte ou qu'elle est longue on entend, ou bien

breux exemples de cas où l'acte de l'individu le conduit à sa perte tout en profitant à ses rejetons, tout en servant à la protection de l'espèce dont il fait partie¹.

En résumé, l'individu, même si, à force de concessions, l'on parvient tant bien que mal à le définir, ne peut être pris comme représentant la chose vivante. La définition de cette dernière impliquerait une série de contradictions. De deux choses l'une, ou la compréhension de la chose vivante dépasse les limites de ce que nous appelons l'individu, ou le postulat causal, base de la science, ne vaut pas pour la chose vivante, et, les vitalistes ont raison.

Weismann et les biologistes de son école ont bien insisté sur ce fait d'ailleurs évident en soi qu'il est une certaine partie du protoplasme individuel qui est continue à travers les générations successives. On donne à cette partie protoplasmique le nom de *plasma germinatif* ou *germen* par opposition au reste du corps ou *soma*.

qu'elle est ainsi naturellement, ou bien qu'elle est ainsi parce qu'un accident y a mis fin de bonne heure ou tardivement. Si l'auteur entend qu'une vie est courte ou longue naturellement, il est en contradiction avec lui-même; s'il entend qu'elle est ainsi par accident, il y a pétition de principe à la base de tout son raisonnement. « D'après (p. 136) les faits relatés, on peut voir que parmi les plantes supérieures, de même que parmi les végétaux microscopiques, il ne manque pas d'exemples d'absence de mort naturelle. En principe, la vie peut donc avoir une durée illimitée à condition du renouvellement des parties intimes de l'organisme dépensées pendant le fonctionnement vital. » « Il existe donc dans le monde végétal des exemples de mort naturelle... comme il en existe d'autres où les plantes supérieures et inférieures échappent à la mort naturelle. » Etc., etc...

En somme, bien que l'auteur ne pose pas ses conclusions d'une façon aussi nettement catégorique, les voici telles qu'elles me semblent se dégager de son texte : La vie peut avoir une durée illimitée à condition du renouvellement des parties intimes de l'organisme dépensées pendant le fonctionnement vital. La mort naturelle en fait n'existerait donc pas (c'est ce qui se dégage en réalité des développements de Metchnikoff); et, quand on croit l'observer, on serait toujours en présence d'une mort accidentelle. En résumé, par conséquent, la mort n'est point liée à la vie.

Voir également du même auteur : *Études sur la Nature humaine*, Paris, 1905, 3^e édit., et, un article de la *Revue du Mois*, 10 janvier 1906, La mort naturelle dans le Règne animal.

1. Voir par exemple à ce sujet, A. Cresson, *L'espèce et son serviteur*, Bibliothèque scientifique internationale, Paris, F. Alcan, 1913.

Sans adopter l'ensemble des théories que Weismann a basées, et surtout que l'on a basées après lui, sur cette conception de soma et de germen, il est impossible de vouloir la rejeter.

On a constaté que beaucoup d'Invertébrés, des Insectes par exemple, présentaient une différenciation précoce des blastomères destinés à devenir le tissu reproducteur, et si, dans beaucoup d'autres cas, la même différenciation n'est pas visible, il ne saurait en résulter un amoindrissement de la valeur des observations positives : ne peut-on pas supposer que les cellules originelles du tissu reproducteur en viennent par une sorte de convergence à ne plus différer, dans la plupart des cas, des cellules originelles des autres parties de l'organisme ? Et, il n'est pas au surplus besoin, pour que la conception soit fondée, qu'il y ait des différences morphologiques cellulaires appréciables au début de l'ontogénie.

Le germen, qu'on ferait mieux d'appeler d'un autre nom, par exemple de celui de *diamonoplasma* (διαμένω signifiant je dure, je persiste), semble devoir être conçu non pas comme un ensemble de cellules se reconnaissant à des caractères morphologiques particuliers, mais bien plutôt comme une substance qui, ayant à la vérité son centre de dispersion dans les cellules sexuelles, est cependant répandue dans toutes les parties de l'organisme individuel¹. Le *diamonoplasma* représente la chose vivante elle-même, alors que le plasma somatique, périssable, qui, dans la vie individuelle, *lui est lié indissolublement* est une sorte de circumstructure qui, par les échanges qu'il réalise avec le milieu en assure la continuité ; c'est un déchet aussi que

1. On sait assez l'influence qu'exercent tant au point de vue physiologique qu'au point de vue morphologique les glandes sexuelles sur le reste de l'organisme, et celle aussi que le reste de l'organisme exerce sur les glandes sexuelles.

la chose vivante rejette périodiquement, en même temps d'ailleurs que la partie du *diamonoplasma* non utilisée dans la reproduction¹.

On voit alors avec évidence que seule une cause extérieure différente de celles par lesquelles la vie se poursuit et s'entretient peut déterminer la fin de la chose vivante en tant que chose vivante, et cette cause peut apparaître à un moment quelconque de l'existence de cette dernière ; elle apparaît toujours indépendamment d'elle, en un mot elle peut être dite un accident. Tantôt, elle frappe l'individu avant qu'il ait pu se reproduire, et son germen périt alors avec son soma ; tantôt, elle est un obstacle physique ou, dans le cas de l'espèce humaine par exemple, un obstacle moral (un motif d'abstention qui est aussi une cause extérieure) à la reproduction elle-même, et la lignée s'éteint par l'individu resté sans progéniture. D'autres fois, la cause extérieure, aboutissant à une modification du germen, transforme simplement une chose vivante en une autre chose vivante à laquelle convient une autre définition.

Et s'il en est ainsi, si, contrairement à ce que nous appelons l'individu, le germen qui persiste à travers la lignée ne contient rien en soi qui implique sa fin, c'est que l'usure, résultat de la vie qui détruit peu à peu le soma, a, en ce qui le concerne, et en raison d'un mécanisme particulier que l'on n'est pas encore parvenu à éclaircir, ses effets compensés du fait de la fécondation.

La régénération du germen par la fécondation, ou par quelque autre processus comparable quant à ses effets, paraît donc devoir entrer, au même titre que le fonctionnement

1. On verra sans doute un rapport entre ce que j'appelle le *diamonoplasma* et la chromatine ; mais c'est à dessein que j'ai employé ici un terme qui puisse ne rien préjuger.

qui entraîne l'usure du soma, dans la définition de la chose vivante. Là où l'on n'a point encore observé la fécondation, tout tend à faire supposer qu'on l'observera un jour. Chez les Champignons à basides, tant qu'on n'a pas connu de fécondation, on pouvait supposer avec quelque vraisemblance qu'un mycelium, en s'étendant, parvenait peut-être à en rencontrer un autre, à se fusionner avec lui, ainsi s'accomplissant l'union nécessaire à la régénération du germe. Aujourd'hui, on sait positivement à quoi s'en tenir, et cela, non pas seulement pour les Urédinées qui sont à vrai dire des basidiomycètes particuliers et aberrants et chez qui la reproduction sexuée avait été découverte tout d'abord¹. — De même, ces plantes phanérogames, dont on voit les ovules se développer et donner un embryon sans l'intervention d'éléments mâles, véritables cas de parthénogénèse, peut-on affirmer qu'elles se propagent, qu'elles se propageront toujours ainsi?

On a ignoré les faits de régénération des Infusoires, très comparables aux faits de fécondation chez les Méta-zoaires, jusqu'au jour où Maupas les a mis en lumière, plus particulièrement chez les Ciliés². Maupas a bien montré qu'après un certain nombre de générations agames, les Infusoires provenant de divisions successives dégénèrent, leur taille diminuant et leurs facultés assimilatrices se réduisant de plus en plus. On a réuni ces phénomènes sous le nom de *dégénérescence sénile* ou de sénescence, termes très bien choisis, car il s'agit là en effet d'un seul individu

1. En ces dernières années ont paru les travaux de Hans Kniep et la thèse de M^{lle} Bensaude (*Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes*, Paris, 1918), où la question de la reproduction sexuée des Champignons à basides paraît être définitivement tranchée.

2. E. Maupas, *Archives de Zoologie expérimentale et générale*, 2^e série, vol. VII, 1888.

disséminé dans l'espace et qui vieillit insensiblement. Cette sénescence aboutit à la disparition de tous les Infusoires issus les uns des autres par agamie, lorsqu'aucune régénération ne se produit. La régénération s'opère par la *conjugaison* au cours de laquelle on observe, chez certains types, la fragmentation et la dissolution dans le protoplasma des macronuclei anciens, et, après échange de substance entre les micronuclei, la constitution de macronuclei et de micronuclei à leurs dépens¹. Alors la vie reprend son cours et la chose vivante régénérée poursuit son existence. Le micronucleus qui assure la pérennité de la chose vivante jusqu'à ce qu'intervienne une cause accidentelle de destruction ne pourrait-il se comparer ici à la substance des cellules sexuelles chez les Métazoaires?

Du cas des Infusoires peut se rapprocher celui des lignées parthénogénétiques de Pucerons qui se poursuivent tant que l'alimentation est abondante, mais qui ne semblent pas pourtant pouvoir se poursuivre toujours.

Un cas particulier serait cependant celui des Bactéries. On observe chez elles, comme chez les Infusoires, des phénomènes de sénescence, mais que l'on pourrait faire cesser en renouvelant seulement le milieu. Ce fait, observé chez des organismes d'une extrême simplicité, est d'un très grand intérêt, car il peut nous conduire un jour à comprendre le mécanisme de la parthénogénèse artificielle où l'on voit des actions d'ordre purement physico-chimique suppléer la fécondation dans son rôle régénérateur².

1. Les expériences ultérieures d'Enriquez et de Woodruff (voir L. L. Woodruff, *So called conjugating and non conjugating races of Paramœcium. Journ. exper. Zool.*, 1914) qui ont réussi à prolonger, en dehors de toute conjugaison, la vie des Infusoires beaucoup au delà de ce qu'avait pu faire Maupas, n'infirmant pourtant pas les conclusions de ce dernier : prolonger la vie n'est pas rendre immortel.

2. On peut en dire autant des résultats des expériences de B. Collin (1912) et de G.-A. Baitsell (1912 et 1914).

Ce qui montre bien aussi que l'usure du fait de la vie implique une régénération, c'est que, lorsque, sous l'influence de causes extérieures, cette régénération est insuffisante, la lignée s'arrête et la chose vivante cesse d'exister. Lorsque la composition fondamentale de deux conjoints est par trop identique, la régénération se fait mal : les unions consanguines sont généralement considérées comme plus ou moins infécondes, ou comme aboutissant après un temps plus ou moins long à l'extinction de la lignée ; et Maupas¹ a encore observé, chez les Infusoires, que les individus provenant de conjugués de généalogies différentes peuvent seuls produire des unions fertiles².

Ajoutons encore que ce n'est qu'en étendant ainsi la notion de chose vivante que l'on se rend bien compte de ce que cette dernière ne peut effectivement par les actes individuels que tendre à persévérer en soi. Les effets qui nous paraissaient inexplicables de l'amour de la progéniture cessent alors de nous échapper ; et l'on comprend même que la tendance de la chose vivante à persévérer en soi puisse se manifester non pas seulement d'un stade de la lignée au stade qui le suit immédiatement, mais bien à travers les générations successives tant que la chose vivante dont l'individu fait partie reste cette chose³.

1. E. Maupas, *Loco citato*.

2. Je n'ignore pas que certains auteurs ont soutenu que la fécondation n'était nullement un fait nécessaire. Ils se sont surtout basés pour cela sur la longue continuité de reproductions agames. Mais on peut toujours leur objecter, comme à ceux qui soutiennent que la mort naturelle n'est pas non plus un fait nécessaire, que leurs observations n'ont pas été poursuivies assez longtemps. Il est de toute évidence qu'on ne peut se fonder sur des faits négatifs pour rejeter une conclusion qui s'appuie d'autre part sur des faits positifs nombreux. L'inséparabilité essentielle du *diamonoplasma* et du plasma somatique permet d'ailleurs de concevoir la possibilité que de simples actions nutritives suppléent, dans certains cas, à la fécondation.

3. Une mère se sacrifie pour sa progéniture en raison, dit-on communément, du plaisir qu'elle y trouve... Mais d'où vient qu'elle y puisse trouver du plaisir ? Prétendrait-on que les mots *amour maternel* expliquent quelque chose ? « Les

C'est aussi seulement en admettant que la chose vivante est représentée, non par l'individu naissant et mourant, mais par ce qui en persiste à travers la lignée que l'on parvient d'une part, à donner de la recherche des occasions de procréer une explication valable et, d'autre part, à comprendre que les vieillards excessivement avancés en âge tiennent, dit-on, peu à la vie.

En somme, se nourrir, rechercher le mieux-être, s'efforcer d'éviter les accidents, se reproduire, nourrir sa progéniture, risquer sa vie pour la défendre, et, lorsque les organes sont usés, mourir comme après une journée de fatigue on s'écroule de sommeil; tout cela est pour l'individu vivre conformément à l'essence de la chose dont il fait partie.

Cette conception de la chose vivante que je ne prétends certes pas avoir eue le premier, car la réflexion l'impose, et, elle se dégage au surplus de la lecture d'un grand nombre d'ouvrages où sont traitées les questions générales

enfants, dit Le Dantec (*L'Égoïsme seule base de toute Société*, Paris, Flammarion, 1911), étant petits, ne sont pas dangereux pour les parents. Sachant qu'ils pourront le devenir plus tard, lorsqu'ils seront grands, les parents ont intérêt à s'en faire des alliés. » En ce qui concerne l'homme, cette explication ne vaut pas pour les cas de dévouement qui vont jusqu'au sacrifice; d'autre part, comment pourrait-elle convenir aux autres animaux (à qui il faudrait vraiment prêter des raisonnements bien complexes), et cela d'autant que la plupart d'entre eux (il n'est bien entendu question ici que des Mammifères) ne semblent plus reconnaître leurs petits lorsqu'ils sont devenus grands.

Quant à l'amour que les enfants montrent pour leurs parents, il me paraît être l'expression d'une pure tendance à la préservation personnelle et individuelle. Nous manifestons tout d'abord, quand nous sommes petits, de l'amour pour nos parents parce que confusément nous sentons que nous sommes faibles, que notre existence dépend d'eux et parce que nous les craignons. Plus tard l'habitude peut faire développer en nous un certain sentiment qui, comme tous les sentiments, est susceptible de nous entraîner à des erreurs en ce qui concerne notre propre intérêt. Les manifestations de ce que nous appelons l'amour filial, en dehors des premiers âges de la vie, ou si l'on préfère à partir de l'âge adulte, impliquent un degré élevé de conscience psychologique; je ne crois pas qu'on l'ait jamais constaté chez les animaux où, au contraire, les actes que l'on dit inspirés par l'amour maternel, sont, dans leur simplicité, plus caractéristiques encore que chez les Hommes.

de la Biologie, demande à être encore approfondie et c'est alors qu'on en verra, je crois, toute la fertilité. Ce que j'ai voulu établir ici, c'est qu'en définitive elle est la seule qui cadre avec les principes posés à la base même de notre connaissance scientifique ; j'ai montré aussi que les faits la corroborent, et il ne saurait en être autrement si notre postulat de causalité, fondement de la science humaine, dérive bien, comme je le pense, de concepts adaptatifs.

Sans doute ne résout-elle nullement le problème de la vie ; mais elle nous fait au moins entrevoir un grand caractère de différenciation de la chose vivante par rapport à la chose non vivante. Nous distinguons déjà, en effet, que la chose vivante a une existence composée de cycles comparables, et que, si elle est continue dans le temps, elle ne saurait l'être dans l'espace. D'autre part, elle nous conduira peut-être à mieux comprendre un jour le sens du phénomène de la fécondation. Enfin, elle nous fait considérer sous un autre aspect non seulement le problème de l'adaptation intimement lié à celui du déterminisme, mais encore et surtout celui de la transmission des caractères dans la série des individus, et, celui de l'Évolution elle-même, en un mot le problème biologique actuel dans sa totalité.

§ 2. — LA VIE

Sans doute, sommes-nous actuellement capables d'énumérer quelques-unes des propriétés qui distinguent la substance vivante de la substance non vivante. Mais connaître ces propriétés n'est point être en mesure de définir la vie, et, il ne semble même pas que cela puisse y conduire, au moins directement. Chaque fois qu'on a voulu tenter de définir la vie on a échoué jusqu'ici. Il faut en somme

reconnaître que nous sommes présentement bien éloignés de la solution d'un tel problème, mais il n'en faut pas conclure que nous ne l'atteindrons jamais.

Si nous ne voulons pas risquer d'aboutir, dans l'état de nos connaissances actuelles, à des expressions vides de sens ou d'une trompeuse précision, je crois que nous devons momentanément nous contenter d'une formule vague et préjugant le moins possible des progrès futurs de la Science, nous borner par exemple à dire, en adoptant le langage le plus habituel, que la vie est une certaine forme de l'Énergie, le résultat d'un mode d'action encore inconnu et particulier des forces physiques sur la Matière, action d'où résulterait pour cette dernière des propriétés particulières que pour la commodité du langage. on peut appeler *vitales*, mais, bien entendu, sans attribuer à cette expression d'un usage commode aucun sens explicatif.

Je ne pense pas qu'il y ait lieu d'insister sur les *propriétés vitales* : de nombreux ouvrages classiques sont en mesure de renseigner les lecteurs à cet égard.

CHAPITRE III

LES FAITS ET LEUR SYSTÉMATISATION EN BIOLOGIE

En toute partie de la Science, il faut distinguer d'une part *les faits* qui n'en sont que les matériaux, d'autre part la *systématisation* qu'en opère notre entendement et qui est la Science elle-même.

§ 1. — LES FAITS

On peut dans le domaine de la Physique, ce mot étant pris dans son sens le plus général, reconnaître toujours et partout deux ordres de faits.

D'abord, ceux qui résultent purement et simplement de la perception des données immédiates de nos sens, c'est-à-dire ceux auxquels aboutit la simple observation qu'elle soit directe ou qu'elle implique la mise en œuvre de méthodes techniques compliquées.

Ensuite, ceux qui résultent déjà d'une élaboration intellectuelle en ce sens que les poser n'implique pas seulement des sensations perçues, mais, en outre, l'intervention de notre concept naturel de mécanisme.

Par rapport à l'édifice de la science, les premiers sont comme de simples pierres, les seconds comme des blocs de maçonnerie, par conséquent déjà et à un certain égard des ébauches de construction.

Les faits biologiques se répartissent naturellement en deux catégories :

Dans la première, se groupent les faits morphologiques ; dans la seconde, les faits physiologiques, en donnant au mot Physiologie son sens le plus large et en faisant entrer dans sa compréhension ce que l'on a appelé l'Œcologie, la Bio-nomie ou l'Ethologie, c'est-à-dire la description de la conduite¹ dans l'acception la plus étendue de ce terme.

Les faits morphologiques sont des faits du premier ordre ; les faits physiologiques sont des faits du second ordre c'est-à-dire qu'ils impliquent (on peut toujours l'établir par l'analyse) l'intervention du concept de mécanisme. En dehors des faits morphologiques et des faits physiologiques, il n'y a pas en Biologie, et il ne peut pas y avoir, d'autres faits.

Aussi bien les faits physiologiques que les faits morphologiques peuvent être envisagés à un moment quelconque de l'évolution de la chose vivante ou dans leurs aspects successifs au cours de cette évolution. Et notons en passant que, puisque une succession d'aspects d'une même chose ou d'un même phénomène ne peut apparaître à l'esprit que comme une succession de modifications, envisager des faits de quelque ordre qu'ils soient dans leurs aspects successifs implique également l'intervention de notre concept naturel de mécanisme.

Si l'on se place à ce point de vue, il est légitime de considérer seulement l'individu, puisque l'existence d'une chose vivante est une succession d'existences individuelles toutes comparables ; et, alors, le cours de la vie (et c'est le cours de la vie individuelle) se divisera naturellement en trois périodes : la période de développement qui correspond à

1. On dit quelquefois *comportement*. Mais il ne semble exister aucune bonne raison de préférer ce terme barbare au mot *conduite*.

l'établissement des caractères¹, la période dite de l'âge adulte, stade d'équilibre à laquelle la période de développement conduit, et, enfin la période de décrépitude qui aboutit à la mort.

A qui voudrait objecter que la chose vivante étant essentiellement, et par cela seul qu'elle vit et par conséquent qu'elle fonctionne, au cours de son existence, sujette à d'incessants et perpétuels changements, il n'existe point pour elle à proprement parler d'état d'équilibre, on peut répondre qu'il est loisible cependant de faire abstraction de ces changements, d'envisager la chose vivante à un moment quelconque, si limité soit-il, de son évolution propre, et, cela, d'autant plus que cette dernière présente toujours des temps plus ou moins longs de repos relatif au cours de sa marche continue. Les stades larvaires tout d'abord qu'on observe au cours du développement de l'individu chez un si grand nombre d'animaux sont-ils autre chose que des interruptions de la marche embryogénique, et, n'existe-t-il pas au cours de l'existence de toute chose vivante, à chaque stade individuel, un long temps où les changements qu'elle subit sont à leur minimum d'amplitude, c'est l'âge adulte que l'on peut considérer comme marquant pour l'individu le moment d'acquisition de la forme que l'on peut appeler définitive, puisque les modifications qui l'affectent dans la suite ne sont que, pour la plupart, des résultats d'usure, comme ceux des rouages d'une machine mise au point et en fonctionnement normal.

L'âge adulte de l'individu peut donc être envisagé pratiquement comme l'état d'équilibre par excellence. Mais, rien ne s'oppose à ce que chaque moment de son existence soit

1. Le terme *période embryogénique* peut servir à désigner le début de la période de développement individuel.

examiné séparément, et, c'est à la description des stades morphologiques successifs de l'Embryogénie, c'est-à-dire de la période de début du développement individuel, qu'il convient par exemple de réserver le terme d'Embryologie.

La Morphologie et la Physiologie (*sensu lato*) se laissent subdiviser chacune en un certain nombre de branches susceptibles d'être hiérarchisées de la façon suivante, du simple au plus complexe quant à leur objet¹:

Morphologie	{	Description des composés organiques.
		Morphologie des éléments (Cytologie-Histologie).
		Morphologie des organes ² (Anatomie).
		Morphologie de l'organisme dans son ensemble.
Physiologie (<i>sensu lato</i>).	{	Physiologie des composés organiques (Chimie physiologique).
		Physiologie des éléments.
		Physiologie des organes.
		Physiologie de l'organisme dans son ensemble (Éthologie).

La même classification peut d'ailleurs s'appliquer aux faits tant morphologiques que physiologiques envisagés dans leurs aspects successifs³.

L'organisme étant formé d'organes, les organes d'éléments et les éléments de corps chimiques, il est clair que, quel que soit le point de vue auquel on se place, l'information intégrale de l'organisme dans son ensemble

1. Voir à ce sujet : R. Anthony : Die Morphogenie oder Lehre von der Entstehung der Formen. *Jahrb. f. Tier und Pflanzen Züchtung*. Wien 1903. Id : A propos de l'enseignement de l'Anatomie à l'Ecole d'Anthropologie. *Revue anthropologique*, 1911.

2. On pourrait pour les besoins de l'analyse intercaler, entre la Morphologie des Éléments et celle des Organes, la Morphologie des Tissus.

3. Pour fixer les idées, voici par exemple le titre d'une étude se rattachant aux transformations successives des composés organiques : Hugounenq, Recherches sur la statique des éléments minéraux et en particulier du fer chez le fœtus humain. *Journal de Pharmacie et de Chimie*. Paris, 15 juin 1899. Ce travail, cité au hasard et à titre d'exemple, contient un tableau indiquant l'augmentation de la proportion de fer dans l'organisme individuel au cours de la vie fœtale jusqu'à la naissance.

implique celle de ses organes, celle de ses organes implique celle de ses éléments, et, celle de ses éléments celle des composés organiques qui les constituent. Quoi qu'il en soit, ce n'est point cette marche du simple au complexe que suit l'esprit humain s'efforçant d'acquérir des connaissances ; ce n'a point été non plus celle du développement historique de la Biologie. On commence les études morphologiques par l'observation des caractères d'ensemble des organismes et non pas par celle de leurs caractères cellulaires. De même l'Histologie n'est qu'une acquisition toute récente. L'esprit humain s'intéresse d'abord à ce qui est le plus à la portée de ses sens.

La connaissance des faits morphologiques doit évidemment précéder celle des faits physiologiques. « Personne ne conteste plus, disait déjà Auguste Comte, qu'il soit indispensable de connaître la structure d'un appareil avant d'en étudier le jeu »¹. Et Giard se plaisait à proclamer que le morphologiste est le seul naturaliste complet. Dans un certain sens c'est sans doute exagéré, car la Morphologie ne constitue pas l'ensemble de toutes les connaissances positives qu'un biologiste doit avoir ; mais Giard avait en tous cas bien raison de lui donner une importance fondamentale. Sa connaissance tenant sous sa dépendance celle de la Physiologie, elle en est par cela même la clef. Ceux qui ont fait les programmes d'enseignement de nos Facultés de Sciences ont bien montré que cette vérité ne leur échappait pas, puisqu'ils ont placé la Morphologie au début des études biologiques².

1. Auguste Comte ; Cours de Philosophie positive, 40^{me} leçon.

2. Dans un ouvrage récent (*Éléments de Biologie générale*. Paris, Alcan, 1920) dont il y aurait beaucoup à dire, mais dont une critique systématique, d'ailleurs-

Il est manifeste aussi que l'examen de la forme et de la constitution des éléments des organes et des organismes, celui de leur fonctionnement aux différents moments de l'évolution de la chose vivante, doit précéder toute tentative d'une reconstitution de l'enchaînement de leurs transformations morphologiques et des modifications de leur physiologie. La connaissance des faits morphologiques doit précéder celle des faits embryogéniques, comme la connaissance de la Physiologie doit précéder celle de la Physiogénie (ce terme étant pris dans un sens parallèle à celui d'Embryogénie).

On sait d'ailleurs que les études morphologiques étaient déjà bien avancées lorsqu'apparurent les premiers travaux importants qui fondent nos connaissances actuelles en matière d'Embryogénie. Et l'on sait aussi qu'en dépit des très grands progrès que la Physiologie a faits en ces dernières années, la Physiogénie est à peu près inexistante.

Si l'on prend les mots dans leur sens strict, l'ensemble des connaissances que sont susceptibles de fournir la Morphologie, l'Embryogénie et la Physiologie, dans leurs diverses branches et renfermées dans les bornes de leur ressort réel ne peuvent être considérées au point de vue de notre connaissance scientifique que comme préliminaires. Elles représentent des matériaux à élaborer, en d'autres termes les pierres qui serviront à la construction de l'édifice.

Plus longtemps que partout ailleurs, on se borna, en Biologie, presque exclusivement à enregistrer des faits, et, si la science de la nature vivante commence à sortir

déjà faite, ne serait point à sa place ici, M. E. Rabaud s'efforce cependant de diminuer l'intérêt de la Morphologie (voir page 5, par exemple). Il ne semble pourtant pas qu'il soit à craindre que les jeunes biologistes depuis longtemps avertis par d'autres conseils se laissent jamais détourner des études morphologiques.

actuellement de cet état préliminaire où elle s'est si longtemps maintenue pour entrer dans la voie explicative, si l'histoire naturelle des êtres vivants devient de plus en plus la Biologie, comme Lamarck et Treviranus, les premiers, l'appelèrent, c'est évidemment à la conception évolutionniste que nous le devons. Elle a posé le problème qui peut se formuler ainsi : Non pas seulement comment se fait-il que les organes soient tels que nous les constatons et se comportent de la façon que nous les voyons se comporter, mais aussi comment se fait-il qu'il ne puisse pas se faire qu'ils soient autrement et qu'ils se comportent autrement ?

§ 2. — LA SYSTÉMATISATION DES FAITS

Bien qu'en notre temps, et surtout parmi les Biologistes, on ait trop de tendance à l'oublier¹, une simple collection de faits quelque complexes qu'ils soient et connus dans leurs plus infimes détails ne saurait à aucun égard constituer la science.

Fondée sur le postulat causal, la science est essentiellement explicative ; elle répond et doit répondre au besoin de comprendre inhérent à l'esprit humain, tirant son origine de la réflexion, laquelle résulte de l'effort correspondant à ce besoin². Et bien qu'ayant pour objectif la

1. Voir R. Anthony : L'étude de l'Anatomie comparée des Mammifères, en France, à l'époque actuelle. *Revue générale des Sciences*, 15 octobre 1917.

2. Dans un très beau livre, *De l'Explication dans les sciences*, Paris, Payot, 1921 (un livre qui fera époque), M. E. Meyerson a bien montré comment la structure de l'esprit humain imposait à la science d'être une explication causale, et, a beaucoup insisté sur le caractère incomplet de la conception positiviste intégrale qui réduit la science à une pure légalité.

En même temps que M. E. Meyerson et indépendamment de lui, j'ai insisté aussi sur le caractère explicatif et causal de la systématisation intellectuelle qui aboutit à la science dans la préface de ma traduction du *Léviathan* de Hobbes (Paris, Giard, 1921). Voir pages xx et xxi.

recherche des relations de cause à effet et d'effet à cause, puisqu'elle est fondée sur le postulat causal, elle n'est pourtant pas la connaissance des causes réelles et des effets réels des phénomènes; cette dernière connaissance est, tout aussi bien que celle qui dérive immédiatement de l'exercice de nos sens, une simple connaissance de fait, c'est-à-dire essentiellement une connaissance du particulier et du contingent; elle ne suppose que l'exercice des organes sensoriels et l'intervention de notre concept naturel et adaptatif de mécanisme. La science est la connaissance des causes conçues possibles et des effets que l'on imagine qu'elles peuvent produire; elle peut être définie le résultat de la systématization des faits opérée par l'esprit en fonction du postulat causal qui dérive directement de nos concepts naturels adaptatifs, d'abord de mécanisme, lequel nous fait attribuer des causes aux phénomènes que nous observons, ensuite de général et de nécessaire, lequel nous fait considérer que ce qui s'est produit en des circonstances données se reproduira lorsque ces circonstances reviendront. La Science suppose la rationalité de la Nature, c'est-à-dire la foi en notre raison pour l'interpréter, foi d'ailleurs légitime, puisque notre raison est un caractère physiologique adaptatif humain.

Hobbes disait que la Science est fille de l'Intelligence humaine et de l'Univers ¹. Nous pouvons dire aussi, si nous l'envisageons en elle-même, qu'elle est une œuvre dont les faits sont les matériaux, l'intelligence ou la Raison humaine l'ouvrier, et les règles de la Logique, résultats de l'expérience intellectuelle des siècles, les

1. Préface au lecteur (*De Corpore*).

indispensables instruments. Son expression est la *théorie*¹.

La connaissance scientifique en Biologie résultera de l'ensemble de nos connaissances des causes et des effets conçus possibles des faits de divers ordres que la Biologie comporte, et, cet ensemble de connaissances contiendra de toute évidence la solution qui s'en dégagera pour ainsi dire d'elle-même des divers problèmes de l'adaptation, de la transmission des caractères et finalement de l'évolution.

Mais, de même qu'avant de vouloir commencer à construire il faut avoir ses matériaux à pied d'œuvre, de même, dans le domaine de la Biologie, avant de vouloir entreprendre d'expliquer un fait de quelque ordre qu'il soit, c'est-à-dire avant d'espérer pouvoir en découvrir les causes possibles, il convient d'être renseigné sur l'ensemble des faits qui constituent en réalité un tout indissoluble.

Les faits physiologiques jouent en effet un rôle important (c'est une notion devenue banale) dans le déterminisme des faits morphologiques ; c'est d'autre part, et il ne faut pas non plus l'oublier, de la nature de ces derniers au moment où les facteurs modifiants exercent leur action que dépend la nature aussi des résultats morphologiques ultérieurs que ces facteurs produiront.

Il en est de même en ce qui concerne l'embryogénie ; on ne peut songer à vouloir expliquer un fait morphologique précis sans connaître en tant que faits ceux qui l'ont précédé.

Pour répondre à cette question, quel est l'ordre de faits dont nous devons commencer par rechercher le détermi-

1. Les idées dont je ne fais qu'ébaucher l'exposé ici seront longuement reprises et développées dans un ouvrage en préparation.

nisme, il faut d'abord observer que l'Embryogénie n'est, en réalité, comme on l'a vu, qu'une suite continue d'états statiques plus ou moins durables. Il est hors de doute qu'il faut avoir expliqué ces différents états avant d'essayer de concevoir le mécanisme de leur succession.

D'autre part la connaissance scientifique des phénomènes physiologiques impliquant nécessairement celle des organes de l'étude du fonctionnement desquels elle fait l'objet ne peut être utilement entreprise que si l'on est, pour le moins, en possession de la clef de l'explication des faits morphologiques. C'est donc cette dernière explication qu'il convient de poursuivre systématiquement tout d'abord, quitte à modifier peut-être les conclusions auxquelles on sera parvenu, à mesure que l'on aura pu être amené à s'instruire dans les autres domaines.

CHAPITRE IV

LE PROBLÈME DU DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE; SON POINT DE VUE ESSENTIEL ET FONDAMENTAL: LA RECHER- CHE DU MÉCANISME D'ÉTABLISSEMENT POSSIBLE DES CARACTÈRES QUI DÉFINISSENT LES TYPES D'ORGANI- SATION.

Comme, d'un côté, l'on peut considérer que tout pour nous se passe comme si les stades plus ou moins fugaces de l'Embryogénie tendaient vers un état d'équilibre relatif auquel ils aboutissent, l'âge adulte, en même temps que, d'un autre côté, l'on peut estimer que les modifications de la décrépitude ne sont que le résultat d'une lente usure, il s'impose à l'esprit qui poursuit le déterminisme des faits morphologiques de vouloir comprendre l'état adulte de l'individu avant tous ses autres états.

En d'autres termes, en Biologie, c'est l'explication des faits morphologiques, et en particulier de la morphologie de l'individu adulte, qu'il paraît logique de poursuivre tout d'abord, après s'être renseigné sur l'ensemble des faits.

Quels sont, parmi les faits qui constituent la morphologie de l'adulte, ceux dont il est le plus important de connaître le déterminisme est maintenant la dernière question qui se pose.

Tout objet comporte un certain nombre d'attributs. Soit M. X... comparé à d'autres êtres vivants, il est caractérisé notamment par le fait d'avoir une certaine façon de se tenir et de marcher (attitude verticale et marche bipède), de présenter une distribution particulière des productions pileuses à la surface de son corps, etc., etc.. On peut constater en outre que sa barbe est épaisse et blonde et que sa taille mesurée dans l'attitude particulière qu'il affecte est de 1^m,72 par exemple. Il s'agit de savoir quels sont de tous ces différents attributs ceux qui présentent la plus grande importance.

Il est aisé de remarquer que certains d'entre eux ont une compréhension plus générale que d'autres, en ce sens, non seulement qu'ils conviennent à un plus grand nombre d'individus, mais encore qu'ils tiennent en quelque sorte ces autres attributs sous leur dépendance. En effet, beaucoup d'autres êtres vivants que M. X... présentent à la fois comme caractéristiques d'avoir la même attitude et la même façon de marcher, d'avoir la même distribution des poils à la surface de leur corps; mais, parmi tous ceux-là, il n'en n'est qu'un certain nombre qui aient une barbe de même couleur que la sienne et la même hauteur de taille que lui.

Ces derniers attributs qui peuvent caractériser une catégorie restreinte d'individus à l'intérieur d'un groupe plus important basé sur la possession commune d'autres caractères sont donc plus particuliers que les caractères en question; ils n'expriment de plus que certaines de leurs manières d'être, puisque le fait par exemple de dire que M. X... a une barbe blonde et épaisse implique celui qu'il présente une certaine disposition des poils qui constitue ce que l'on appelle une barbe. De même, le fait de dire que M. X... a une taille de 1^m,72 n'a de sens que

si l'on a défini tout d'abord ce que l'on appelle la taille de M. X... ce qui ne peut se faire que si l'on connaît et si l'on a précisé son attitude. La constatation des premiers caractères contribue à établir que M. X... est ce que l'on appelle un Homme, celle des seconds le classe dans une certaine catégorie d'hommes. Par la considération de la couleur de ses yeux, du timbre de sa voix, d'autres caractères encore, on peut même arriver à le distinguer parmi tous les Hommes.

Le premier résultat auquel est donc susceptible de conduire l'observation comparative en Morphologie est qu'il existe entre les êtres vivants des différences morphologiques évidentes : un Poisson et un Mammifère présentent d'incontestables différences, un Homme ne peut être confondu avec un Cheval, ni avec un Gorille, et, parmi les Hommes, on constate encore des différences qui permettent de reconnaître immédiatement un Blanc d'un Nègre ; les Blancs eux-mêmes se différencient entre eux : certains par exemple ont les cheveux blonds, alors que certains autres les ont bruns, et, parmi ces derniers, on peut encore préciser des individualités en se basant sur d'autres différences. Ces différences morphologiques sont susceptibles d'être classées en une série de généralité décroissante ; et ceci conduirait à subdiviser l'ensemble des organismes envisagés en des catégories de plus en plus restreintes pour aboutir à l'individu.

Il est hors de doute que nos investigations présentent d'autant plus d'intérêt qu'elles se rapportent à des caractères plus généraux et plus compréhensifs. Nul ne contestera qu'il soit plus important de rechercher ce qui fait qu'un Homme soit un Homme que ce qui fait qu'un Homme soit blond.

Le problème qui doit avant tout et par-dessus tout nous intéresser est donc celui du mécanisme possible de constitution de ce qu'il convient d'appeler les types d'organisation (si l'on peut s'exprimer ainsi car les types d'organisation ne sont que des Universaux), types que définissent déjà les caractères dont la compréhension est la plus générale. Cette définition se trouvera d'ailleurs complétée lorsqu'après avoir traité la question du déterminisme morphologique, j'aurai, dans la deuxième partie de cet ouvrage, exposé celle de l'adaptation avec plus de détails que dans cette première partie où je ne ferai qu'y toucher dans la mesure où mon sujet m'y obligera.

CHAPITRE V

LES SOLUTIONS DU PROBLÈME DU DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE

Toute doctrine qui aspire à résoudre le problème du déterminisme des caractères morphologiques doit en même temps pouvoir fournir la solution de celui de l'adaptation qui, comme nous le verrons¹, s'y rattache de la façon la plus étroite. Elle doit, en d'autres termes, pouvoir expliquer non seulement comment les caractères ont pu s'établir, mais encore comment il se trouve que, du fait de ces caractères, les organismes soient constitués de façon à être en harmonie avec les conditions de leur milieu.

§ 1. — LE CRÉATIONNISME

Le Créationnisme n'est point une théorie, une doctrine ; c'est une foi, qui dérive de cette tendance d'esprit téléologique naturelle à tous les hommes et à laquelle ils cèdent nécessairement chaque fois que dans leur besoin de comprendre ils ne peuvent parvenir à une explication causale.

Il consiste à supposer une cause première ayant agi d'après un plan préétabli d'harmonie, ayant donné par exemple aux Poissons la forme convenable pour la nage,

1. Deuxième partie (livre II).

aux Chevaux la constitution indispensable à la course, aux Taupes des organes en rapport avec les nécessités du fouissement, réduit les *Tænia*s à des organismes exclusivement capables d'absorber et de se reproduire, seuls offices qu'ils aient à remplir.

Par le fait seul qu'il affirme, qu'il ne demande rien à la Raison, le Créationnisme se place en dehors du domaine de la Science et échappe à toute discussion scientifique.

Il faut en séparer la conception panthéistique suivant laquelle l'univers serait le résultat de l'acte incessant d'une cause infinie, et, les lois qui le régissent comme les manifestations sensibles de cette cause.

Le Panthéisme laisse intact le problème que nous posons. Pour le Panthéisme s'efforcer de comprendre la Nature n'est autre chose que chercher Dieu.

§ 2. — LES DOCTRINES RATIONNELLES

Dans les discours et dans les écrits, on tend souvent à désigner les différences morphologiques sous le nom de *variations*. C'est, certainement un abus de langage, car le terme *variation* doit être réservé aux processus suivant lesquels l'on constate ou l'on suppose que les différences s'établissent.

Nous saisissons sur le fait de nombreuses variations : d'abord en observant seulement le cours normal de la vie individuelle ; puis, lorsque nous voyons par exemple la même plante ou le même animal (je veux dire le même individu) présenter au cours de son existence propre des caractères différents suivant les climats, les saisons, la nature du milieu où on le transporte.

La conception de chose vivante qui a été développée

au début impose à elle seule aussi de considérer que les différences morphologiques d'individu ascendant à individu descendant sont des résultats de variations. N'est-ce point une variation en effet que nous voyons se produire en une chose vivante lorsque nous constatons qu'un individu lapin noir naît d'un couple d'individus lapins blancs ?

D'autre part, il ressort de l'examen des types d'organisation envisagés au cours des périodes géologiques que les différences qu'ils présentent d'un étage à l'autre s'enchaînent dans beaucoup de cas comme si elles étaient véritablement unies par un lien de continuité ? Le concept de mécanisme s'impose à ce point à notre esprit qu'il suffit d'envisager une telle continuité pour la voir comme le résultat d'une suite de variations. Se poser le problème de la genèse des caractères aboutit nécessairement à concevoir des variations susceptibles de leur avoir donné naissance.

On aurait donc tort de dire que le transformisme et l'évolution sont des hypothèses ; ce ne sont des hypothèses que dans la mesure où le terme hypothèse peut être appliqué aussi à la causalité elle-même. Certes, cette dernière ne saurait être regardée autrement que comme un pur concept de l'esprit ; mais ce concept est de l'ordre adaptatif le plus étroit, et, l'explication causale qui en dérive est par conséquent la seule dont puisse pleinement se satisfaire l'intellect humain s'efforçant de comprendre le monde qu'il bâtit de ses sensations. Seules méritent le nom d'hypothèses (le postulat causal, c'est-à-dire le fondement de la science, n'étant plus mis en question) les façons dont on conçoit et dont on propose de rendre compte que l'évolution s'est accomplie.

Bien que la connaissance du mécanisme possible de

l'évolution, c'est-à-dire du mode de succession des causes agissantes et de l'enchaînement de leurs effets, ne puisse résulter que de la synthèse de notre connaissance des effets possibles des causes de différents ordres, on constate cependant que le souci de connaître ces effets possibles est généralement l'objet de préoccupations moindres que la recherche des processus évolutifs. Ceci résulte sans doute de ce que la seule base dont on puisse partir pour aborder le problème du déterminisme en morphologie est précisément la constatation de certaines variations.

Ainsi s'expliquent les termes d'Evolutionnisme, de Transformisme, de théorie de la Descendance qu'on emploie généralement pour désigner les systèmes rationnels qui doivent en somme être considérés comme offrant et devant offrir principalement, surtout, et, en tous cas avant tout autre chose, une solution au problème du déterminisme dont celui de l'évolution *sensu stricto* n'est que le complément. Ce qui contribue peut-être le plus à rendre si pénible l'examen des théories biologiques existantes c'est que beaucoup d'auteurs étant nécessairement partis des variations qui tombaient sous leurs sens n'ont pas rétabli dans leurs exposés l'ordre logique indiqué ci-dessus. Certains même se sont bornés à tenter d'expliquer l'évolution elle-même sans essayer d'examiner en même temps le problème du déterminisme. C'est surtout à Darwin et aux partisans exclusifs de sa doctrine que l'on peut faire cette critique. Si, lorsqu'on traite de l'Evolution elle-même, on ne peut faire abstraction de la sélection naturelle, il ne saurait en être question dans le problème du déterminisme des caractères. Et, c'est un étrange abus qu'envisager comme une cause, comme un facteur, ce qui n'est en somme qu'un terme qui exprime un résultat. Darwin vit

bien à la fin de sa vie qu'il avait commis une grave erreur en négligeant le problème du déterminisme morphologique ; dans la dernière édition de son *Origine des Espèces*, il s'en préoccupa et fit alors appel pour le traiter à des explications du même ordre que celles que son propre père Erasme Darwin, Buffon et enfin Lamarck avaient invoquées déjà. Voici les regrets qu'il exprimait en 1876 à Moritz Wagner¹ : « La plus grande erreur que j'ai commise, dit-il, est de n'avoir pas tenu suffisamment compte de l'action du milieu, c'est-à-dire de l'alimentation, du climat, etc... indépendamment de la sélection naturelle. Lorsqu'il y a quelques années j'ai écrit l'*Origine des Espèces*, je n'avais pu rassembler que très peu de preuves de l'action directe du milieu. Aujourd'hui il y en a beaucoup. »

Deux doctrines seulement : le Lamarckisme *sensu lato* et la conception mutationniste récente, fille des doctrines weismaniennes relatives à l'explication de l'hérédité, peuvent être considérées comme répondant à la question posée.

Les variations que nous observons sont, par le fait même que nous pouvons les percevoir, nécessairement de grande amplitude. Celles qui ont présidé à l'établissement des types d'organisation (question fondamentale du problème du déterminisme morphologique) et dont les résultats nous sont seuls perceptibles lorsque nous étudions les différences morphologiques des êtres vivants au cours des âges, furent-elles aussi de grande amplitude ? Furent-elles au contraire des variations d'amplitude faible dont nous

1. Lettre publiée dans : *Moritz Wagner* : De la formation des espèces par la ségrégation. Traduction française Paris, Doin, 1882, p. 22.

pouvons seulement constater les résultats accumulés et qui, se produisant encore dans la nature actuelle, nous échappent en raison même de leur peu de sensibilité ?

Les mutationnistes se séparent des lamarckiens par la façon de résoudre ce dilemme. Mais, ainsi que nous le verrons par la suite, l'on ne peut pas dire cependant que c'est en cela que consiste essentiellement l'opposition de leurs théories et leur si profond désaccord.

α. — LA TENDANCE LAMARCKIENNE

(Lamarckisme et Néolamarckisme.)

Il exista de tous les temps de plus ou moins vagues tendances à expliquer rationnellement les faits de morphologie, c'est-à-dire à en donner une explication causale. Certains philosophes grecs et latins de l'Antiquité, surtout Empédocle, Anaximandre et Démocrite, puis Epicure de la doctrine duquel Lucrèce nous a laissé, comme l'on sait, un magnifique exposé², sont souvent cités à ce propos.

Dans Aristote se trouve nettement exprimée, pour la première fois, la notion de la variabilité des formes organiques.

Au quatrième siècle de notre ère, l'Empereur Julien envisageait l'influence des facteurs cosmiques comme la cause déterminante de la modification et de la diversité des races humaines. Je n'ai vu citer nulle part l'empereur Julien comme précurseur du transformisme, aussi m'y arrêterai-je longuement.

1. La physique d'Epicure serait empruntée à Démocrite.

2. On trouve dans le *de Natura rerum* un brillant tableau de la lutte pour la vie (Livre V) : mais Lucrèce pourtant ne paraît pas avoir eu la notion bien précise de la variabilité des formes et de ses facteurs.

Du grand ouvrage contre les Chrétiens qu'il aurait, d'après saint Jérôme, composé peu de temps avant sa mort, au moment de partir pour sa dernière expédition militaire, il ne nous reste que des fragments que nous a conservés Cyrille d'Alexandrie, dans la réfutation qu'il lui opposa un siècle plus tard¹.

Au IV^e livre de la réfutation de saint Cyrille² j'ai relevé ce passage dont voici le texte grec, d'après l'édition moderne de C. I. Neumann³,

« Ὅπερ οὖν ἐλέγομεν, εἰ μὴ καθ' ἕκαστον ἔθνος ἐθνάρχης τις θεὸς ἐπιτροπεύων [ἔν] ἄγγελός τε ὑπ' αὐτῷ καὶ δαίμων καὶ ψυχῶν ἰδιάζων γένος ὑπηρετικὸν καὶ ὑπουργικὸν τοῖς κρείττοσιν ἔθετο τὴν ἐν τοῖς νόμοις καὶ τοῖς ἡθεσι διαφορότητα, δεικνύσθω, παρ' ἄλλου πῶς γέγονε ταῦτα. Καὶ γὰρ οὐδὲ ἀπόρχη λέγειν : « εἶπεν ὁ θεὸς καὶ ἐγένετο » ὁμολογεῖν γὰρ χρὴ τοῖς ἐπιτάγμασι τοῦ θεοῦ τῶν γινομένων τὰς φύσεις. « Ὁ δὲ λέγω σάφεστερον ἐρῶ· ἐκέλευσεν ὁ θεὸς ἄνω φέρεσθαι τὸ πῦρ, εἰ τύχοι, κάτω δὲ τὴν γῆν; οὐχὶ ἵνα τὸ προστάγμα γένηται τοῦ θεοῦ, τὸ μὲν ἐχρῆν εἶναι κοῦρον, τὸ δὲ βροθῆν; οὕτω καὶ ἐπὶ τῶν ἐτέρων ὁμοίως, ...⁴ τὸν αὐτὸν τρόπον καὶ ἐπὶ τῶν θείων. Αἴτιον δὲ, ὅτι τὸ μὲν φῶς ἀνθρώπων ἐπίκηρόν ἐστι καὶ φθαρτὸν γένος. Εἰκότως οὖν αὐτοῦ φθαρτὰ καὶ τὰ ἔργα καὶ μεταβλητὰ καὶ παντοδαπῶς τρεπόμενα· τοῦ θεοῦ δὲ ὑπάρχοντος αἰδίου, καὶ τὰ προστάγματα τοιαῦτ' εἶναι προσήκει. Τοιαῦτα δὲ ὄντα ἤτοι φύσεις εἰσὶ τῶν ὄντων ἢ τῇ φύσει τῶν ὄντων ὁμολογουμένα. Πῶς γὰρ ἂν ἡ φύσις τῷ προστάγματι μάχαιτο τοῦ θεοῦ; πῶς ὁ ἂν ἔξω πίπτει τῆς ὁμολογίας; οὐκοῦν εἰ καὶ προσέταξεν ὥστερ τὰς

1. Voir par exemple : S. P. N. Cyrilli Alexandriæ Archiepiscopi, pro sancta christianorum religione, adversus libros athei Juliani. Édition greco-latine, *Patrologiæ cursus completus, series graeca*, t. LXXVI, J.-P. Migne édit., Paris, 1859.

2. *Loc. cit.*, p. 719-720.

3. Juliani imperatoris librorum contra Christianos quae supersunt. *Script. graec. quæ christ. impugni. relig. quae supersunt*. F. III. C. I. Neumann édit., Lipsiae, 1880, p. 185-186.

L'ouvrage de Julien aurait, d'après saint Jérôme, compris VII livres. Le passage reproduit ici proviendrait du 1^{er} livre, le seul dont saint Cyrille nous ait conservé d'importants fragments.

4. Lacune.

γλώσσας συγγυθῆναι καὶ μὴ συμφωνεῖν ἀλλήλῃαις, οὕτω δὲ καὶ τὰ πολιτικὰ τῶν ἔθνων, οὐκ ἐπιτάγματι δὲ μόνον ἐποίησε τοιαῦτα καὶ περ-
 υκέναι οὐδὲ ἡμᾶς πρὸς ταύτην κατεσκεύασε τὴν διαφωνίαν. Ἐχρῆν
 γὰρ πρῶτον διαφόρους ὑπεῖναι φύσεις τοῖς ἐν τοῖς ἔθνεσι διαφόρως
 ἐσομένοις. Ὁρᾶται γοῦν τοῦτο, καὶ τοῖς σώμασιν εἴ τις ἀπίδοι Γερμανοὶ
 καὶ Σκύθαι Λιβύων καὶ Αἰθιοπῶν ὁπόσον διαφέρουσιν. Ἄρα καὶ τοῦτό
 ἐστι ψιλὸν ἐπιτάγμα καὶ οὐδὲν ὁ ἄῃρ οὐδὲ ἡ χώρα τῷ πῶς ἔχειν πρὸς
 τὸ χρῶμα θεοῖς συμπράττει²; »

et, dont voici d'autre part la traduction que je propose³ :

« Ainsi donc que nous l'avons dit, s'il n'y a pas, préposé à chaque nation, un Dieu chargé de la gouverner, avec un génie, un démon sous ses ordres, si ce n'est pas une race

1. C. I. Neumann écrit οὐδέ, mais le *Codex Venetus Marcianus* 123 saec. XIII et le *Codex Venetus Marcianus* 122 saec. XIV portent l'un et l'autre simplement δέ. Migne adopte cette forme du texte, lequel me paraît ainsi plus compréhensible qu'avec la modification apportée par C. I. Neumann.

2. L'édition Migne suit un autre texte et écrit : « καὶ οὐδὲν ὁ ἄῃρ οὐδὲ ἡ [χώρα] τῷ πῶς ἔχειν πρὸς [τὰ οὐράνια θεῖα] συμπράττει. ». Les mots sur lesquels portent les variantes sont entre crochets. Pour l'origine de ces variantes, voir l'édition C. I. Neumann, notes de la page 186.

3. Talbot donne de ce passage la traduction qui suit : « Ainsi que nous l'avons dit, si Dieu n'a pas établi dans chaque nation, pour la gouverner, un génie ou un démon sous ses ordres, et une race spéciale d'âmes qui obéit et se plie à des êtres supérieurs, d'où résulte la différence des lois et des coutumes, qu'on me montre alors de quelle autre cause elle peut provenir. Il ne suffit pas de dire : « Dieu dit, et ce fut ». Il faut encore que la nature de ce qui se fait s'accorde avec les ordres de Dieu. Je m'explique plus nettement. Dieu commande, par exemple, que le feu se porte vers le haut et la terre vers le bas. Ne fallait-il pas, pour que cet ordre s'accomplît, que le feu fût léger et la terre pesante ? Et ainsi du reste. Il en est de même pour les choses divines. Etant donné que la race humaine est périssable et mortelle, il suit nécessairement que ses œuvres sont périssables, sujettes au changement et essentiellement mobiles. Mais Dieu étant éternel, éternels aussi doivent être ses ordres. Ses ordres étant éternels, ils sont la nature même des êtres ou conformes à la nature des êtres. Car comment la nature pourrait-elle être en lutte avec un ordre de Dieu ? Comment pourrait-elle exister en dehors de cet accord ? Si donc, de la même manière que Dieu a ordonné la confusion des langues et leur dissonance, il a voulu qu'il y eût une différence dans la constitution politique des nations, il ne l'a pas fait seulement par un ordre de lui, mais il a dû nous créer en vue de cette différence. Il a donc fallu d'abord une différence naturelle entre des nations qui devaient vivre différemment. On le voit d'après les corps mêmes, si l'on considère la différence qu'il y a entre les Germains, les Scythes, les Lybiens et les Ethiopiens. Cela peut-il se faire par un ordre pur et simple ? Le climat, le pays, l'état du ciel n'y sont-ils pour rien ? » Eug. Talbot. *Œuvres complètes de l'empereur Julien*. Traduction nouvelle, Paris, Henri Plon, 1863, p. 332 et 333. — La traduction de Talbot me

spéciale d'êtres spirituels obéissant aux dieux supérieurs et travaillant sous eux qui a établi la différence qui existe dans les lois et dans les mœurs, qu'on me montre alors de quelle autre cause cela a pu provenir. Car il ne suffit pas de dire : « Dieu dit, et ce fut », faut-il encore que ce qui se fait soit de par sa nature en accord avec les ordres de Dieu. Je vais m'expliquer plus clairement. Par exemple, Dieu ordonna que le feu se portât en haut et la terre en bas. Pour qu'un tel ordre vienne de Dieu ne fallait-il pas que le feu fut léger et que la terre fut lourde ? Et ainsi du reste¹.... il en est de même pour les choses divines. La cause en est que la race humaine est caduque et périssable. Il s'ensuit donc nécessairement que ses œuvres sont aussi périssables, sujettes au changement, mobiles en tous les sens. Mais Dieu étant de toute éternité, ses ordres ne peuvent être qu'éternels. Ses ordres étant éternels, ou bien ils sont la nature même des êtres, ou bien ils sont conformes à la nature des êtres. Comment en effet la nature pourrait-elle se trouver en lutte avec les ordres de Dieu ? Comment pourrait-elle exister sans s'accorder avec ces ordres ? Si donc, de même que Dieu a voulu la confusion des langues

paraît d'une façon générale manquer de netteté, de précision et souvent même de fidélité ; le plus souvent elle obscurcit la pensée de Julien, si claire dans le texte grec.

J'ai également sous les yeux la traduction du Marquis d'Argens (*Discours de l'Empereur Julien, Œuvres de Voltaire*, t. XXVIII, Paris, Hachette, 1869, p. 192). Comme la plupart des traductions anciennes, celle-ci ne suit le texte que de très loin. Le Marquis d'Argens ajoute souvent à la pensée de l'auteur ; mais il semble bien la connaître et bien la comprendre.

1. Lacune. Il paraît probable que Julien disait ici que les hommes sont portés à croire que la nature essentielle tant des choses matérielles que de ce qui se rattache au monde des idées (ceci étant rendu dans le texte par τῶν θεϊκῶν), est susceptible de changer. La cause en est, continuait-il alors, que la race humaine, etc. C'est à peu près de cette même manière que le Marquis d'Argens aussi (*loc. cit.*) rétablit la partie du texte qui manque.

De nombreux passages de Spinoza, notamment dans l'*Éthique*, seraient à rapprocher de ce passage de Julien où il était manifestement fait allusion à la tendance naturellement anthropomorphe des esprits humains.

et leur dissonance, il a voulu aussi qu'il existât entre les peuples des différences politiques, il ne l'a pas fait simplement en en donnant l'ordre, mais il a aussi arrangé les choses de manière que nous soyons naturellement préparés à cette différence¹. Il a donc fallu qu'il existât d'abord entre les peuples qui devaient vivre différemment des différences naturelles. En se plaçant au point de vue purement physique, ne voit-on pas combien les Germains et les Scythes diffèrent des Libyens et des Éthiopiens ? S'agit-il là aussi d'un ordre pur et simple ; l'air, la nature du sol n'ont-ils pas concouru avec les dieux inférieurs² pour donner aux uns comme aux autres leur couleur particulière³ ? »

Ce passage, qui résume à peu près complètement la doctrine philosophique de Julien, au moins en ce qu'elle a d'essentiel, exprime très nettement, dans ses dernières lignes, l'idée que les facteurs physiques sont les causes déterminantes des différences morphologiques que les êtres vivants, en l'espèce les hommes, sont susceptibles de présenter. Et la phrase qui traduit cette conception qu'on s'étonne de trouver chez un auteur du IV^e siècle, ne saurait être regardée comme un accident dans l'œuvre de l'empereur philosophe ; elle est la conclusion logique d'un vaste système soigneusement élaboré, et dont maints passages du *Discours sur le Roi Soleil* ou de celui sur la *Mère des Dieux*⁴ font déjà pressentir les conséquences que nous voyons for-

1. J'ai traduit ici en rétablissant $\delta\alpha$ (voir p. 51, note 1).

2. $\theta\epsilon\acute{o}\varsigma$ au pluriel désigne évidemment les dieux inférieurs.

3. En suivant le texte adopté dans l'édition Migne (voir p. 51 note 2) et qui est aussi celui auquel Talbot paraît s'être conformé (voir p. 51, note 3), la dernière partie de cette phrase pourrait se traduire ainsi : « ... l'air, la situation géographique, l'état du ciel n'y ont-ils pas concouru ? »

4. Voir Eug. Talbot, *Op. cit.*, p. 141-157.

mulées ici. On ne peut en dire autant des quelques mots rencontrés sous la plume d'auteurs moins anciens que l'on cite souvent au même propos, Bossuet¹ et Montesquieu par exemple.

Nous devons reconnaître en Julien un incontestable précurseur des doctrines biologiques rationnelles.

Il avait été élevé dans le christianisme, et il semble qu'il l'ait quitté pour deux sortes de raisons. D'abord pour des raisons d'ordre purement philosophique : le christianisme, avec ses arguments d'autorité, qui répondait à tout par un verset de l'Écriture et prétendait, en matière de connaissance, substituer la foi en la parole de Dieu ou de ses prophètes à l'exercice de la raison, ne pouvait satisfaire son esprit animé de la passion de la recherche et du désir de comprendre ; la philosophie néoplatonicienne que lui révéla à Pergame le plus autorisé des successeurs de Jamblique était au contraire bien faite pour le séduire... Ensuite, pour des raisons d'ordre politique : Empereur, et remplissant en toute conviction sa fonction de maître du monde, il crut voir dans le christianisme un péril pour l'État et pour la société. Décidé à le combattre, il entendit le combattre en philosophe, sachant bien que l'on ne pouvait espérer réduire par la violence une religion aussi solidement établie que le christianisme l'était déjà. C'est alors sans doute qu'il songea à lui opposer l'ancienne religion nationale que, par tous les moyens en son pouvoir, il s'efforça de restaurer. Devançant Proclus, il en combina les données avec ses idées de philosophe

1. Bossuet dans son *Discours sur l'histoire universelle* (1681) dit, en parlant de l'Égypte (chap. III, 3^e partie), que la température uniforme du pays y faisoit les esprits solides et constans. Cité par Giard : *Histoire du Transformisme Revue scientifique*, 3^e série n° 22. 1^{er} déc. 1888. Au surplus, Bossuet s'inspirait peut-être d'Hérodote.

néoplatonicien. Et, dans ses ouvrages, on peut toujours distinguer en lui deux hommes : l'empereur, le pontife, qui, s'adressant au peuple, invoque, glorifie, exalte, veut faire craindre les Dieux ; et le philosophe, qui, parlant alors pour l'élite, n'hésite pas à reconnaître que tous les dires qu'il rapporte à leur propos, leurs actions et leurs exploits ne sont en somme que des contes, mais des contes vénérables, des symboles dont il s'attache à démontrer en même temps la très grande utilité.

Le néoplatonisme de Julien est, en dépit de son aversion pour le christianisme, très mélangé de conceptions chrétiennes¹.

Julien croit en un Dieu éternel, mais personnel comme celui des Juifs et des chrétiens ; de ce fait, sa doctrine s'écarte du panthéisme auquel elle se rattache à tous les autres égards. Dans son système, Dieu et le monde ne se confondent donc pas. Le monde cependant est éternel, comme Dieu qui en est la Providence générale ; dans son essence, il est tel que Dieu le veut et ne saurait jamais être autrement qu'il est, puisque, Dieu étant éternel, ses ordres le sont aussi. Si le monde est immuable dans son essence, il ne l'est pourtant pas dans ses accidents. Des Dieux inférieurs, des Génies, des Démons peuvent le faire varier dans ses modes. Mais, comme ces Divinités subalternes travaillent sous les ordres de Dieu, il s'ensuit que, quels que soient les changements qu'elles imposent aux choses, l'essence de ces choses ne peut jamais être altérée. Les divinités subalternes ne sont purement et simplement, pour Julien parlant à l'élite, que des représentations symboliques des agents physiques. L'air, la nature du sol, etc.,

1. Bien que Julien affecte de se proposer Marc-Aurèle comme modèle, sa morale aussi est encore plus chrétienne que stoïcienne.

peuvent par exemple faire que des races d'hommes spéciales se constituent avec des caractères spéciaux ; mais l'essence même des hommes ne peut être changée ; qu'ils deviennent noirs ou blancs, les hommes resteront toujours des hommes.

On conçoit qu'au lieu de l'essence de l'homme aurait pu être envisagée l'essence de l'être vivant dont la forme humaine ne serait qu'un accident ou un mode, comme le noir et le blanc ne sont que des accidents de l'essence humaine ; alors en découlerait l'évolution organique. Si l'on s'élevait, comme le fit Spinoza, jusqu'à la notion d'une substance unique, toutes les formes matérielles seraient des modes de cette substance ; alors en découlerait l'évolution *sensu latissimo* dont les facteurs physiques seraient les causes déterminantes. Pourquoi Julien s'est-il arrêté sur une aussi belle route ? Peut-être pour des raisons que lui dictaient les besoins de sa polémique religieuse : pour ménager les croyances populaires, pour ne rejeter aucun des innombrables Dieux qui, dans la religion païenne, personnifiaient les forces et les éléments.

Personne avant Julien ne semble avoir vu aussi clairement que lui le problème fondamental de la science biologique qui est, à vrai dire, celui du déterminisme. Il conçoit déjà que les causes des variations ne peuvent être que naturelles, et celles qu'il invoque ne sont pas différentes de celles que nous invoquons encore aujourd'hui.

L'exemple de Julien est une illustration merveilleuse de la fécondité de la doctrine panthéistique. Si l'on peut dire que notre conception moderne de l'évolution était contenue dans les pinozisme, on peut dire aussi que son ébauche,

son principe le plus essentiel existait depuis longtemps déjà dans le système particulier et très original de Julien ¹.

A la fin de la Renaissance, Vanini qui renouvelait les doctrines de Démocrite et d'Epicure sur l'origine et le mécanisme de constitution du Monde émettait en outre, pour la première fois je crois, l'hypothèse de la dérivation des organismes les uns des autres par voie de transformation, et laissait très clairement prévoir Lamarck au moins quant à sa conception maîtresse du mode de constitution des grands types d'organisation ².

F. Bacon mérite aussi d'être cité parmi les précurseurs. Il élaborait un plan des investigations susceptibles de conduire à la connaissance de la causalité des choses en général et du déterminisme des formes organiques en particulier. Dans sa fiction célèbre, *Nova Atlantis* (1620), il montre un peuple d'une civilisation idéale qui possédait un Institut de recherches scientifiques où l'étude de ces questions se poursuivait.

Dans le même ordre d'idées Et. Geoffroy Saint-Hilaire cite une phrase caractéristique qu'il attribue à Pascal ³,

1. Tout ce long passage qui concerne l'empereur Julien a déjà été publié presque dans les mêmes termes dans la *Revue anthropologique* (janvier-février 1919) sous le titre : *L'empereur Julien et la question du déterminisme morphologique en Biologie*.

2. Vanini : *De admirandis Naturae reginae deaeque mortalium arcanis*, 1616. Voir Œuvres philosophiques de Vanini, trad. M. X. Rousselot. Paris. Ch. Gosse- lin, 1842, où cet ouvrage est présenté sous le titre de *Dialogues*. Il est en effet sous forme de Dialogues où Vanini figuré par Jules César confère avec Alexandre. Jules César dit par exemple : « Les athées nous crient que les premiers hommes marchaient pliés et à quatre pattes comme les brutes, et, que ce n'est que par des efforts qu'on parvint à changer cette manière. » L'opinion rapportée ici par Vanini semblerait d'après ce texte avoir été assez répandue de son temps. Elle fait plus que laisser déjà pressentir l'idée maîtresse de Lamarck.

3. « Les êtres animés n'étaient dans leur principe que des individus informes et ambigus dont les circonstances permanentes au milieu desquelles ils vivaient ont décidé originairement la constitution. »

Les recherches entreprises successivement par Is. Geoffroy Saint-Hilaire, Jules Soury et Edmond Perrier pour retrouver cette phrase dans les textes de Pascal n'ayant donné aucun résultat, son authenticité reste très douteuse. (Voir Edm. Perrier : *La philosophie zoologique avant Darwin*.)

mais sur l'authenticité de laquelle planent cependant des doutes sérieux.

Au XVIII^e siècle une orientation très nette vers les tentatives d'explication rationnelle des formes organiques se manifeste dans de nombreux écrits dont la liste serait longue, si on voulait tous les citer : l'*Esprit des Lois* de Montesquieu ; la *Contemplation de la Nature* et la *Palingénésie philosophique* de Ch. Bonnet, ouvrages curieux à beaucoup d'égards ; les *Métamorphoses des Plantes* de Goethe ; l'*Interprétation de la Nature* de Diderot ; les livres de Robinet (*De la nature. Considérations philosophiques sur la gradation naturelle des formes de l'Être*) ; *Le système d'Epicure* de La Mettrie ; la *Zoonomia* d'Erasme Darwin qui mérite une mention particulière, car Erasme Darwin fut un précurseur direct de Lamarck. La tendance se présente sous une forme, à la vérité, un peu fantaisiste dans les écrits de Maupertuis et dans le *Telliamed* de de Maillet, mais se précise singulièrement dans les ouvrages de Buffon qui, comme l'on sait, font déjà plus que prévoir l'éclosion des idées lamarckiennes.

G. Cuvier qui devait plus tard soutenir contre les théories de Geoffroy Saint-Hilaire la lutte que l'on sait, écrivait au début de sa carrière des phrases dont le sens ne peut être plus douteux que celui des paroles de Buffon que si souvent l'on cite¹.

En l'an VI (1798), dans son *Tableau élémentaire de l'Histoire naturelle des animaux*, G. Cuvier², quoique faisant quelques lignes plus loin profession de foi catégorique en

1. Consulter par exemple, à cet égard les lettres de Cuvier à C. M. Pfaff. Il émet dans une de ces lettres, à propos de la valeur des termes employés en systématique, une opinion tout à fait semblable à celle de Lamarck.

2. G. Cuvier : *Tableau élémentaire de l'Histoire naturelle des animaux*. Paris. An VI. (Introduction, chap. III, les quatre premiers paragraphes.)

faveur de l'immuabilité de l'espèce, écrivait ceci : « On a déterminé jusqu'à un certain point par l'expérience quelles sont les qualités variables dans les corps organisés, quelles sont les causes qui produisent chaque variation, quel est le degré de variabilité des premières et le degré d'influence des secondes... Une plante velue transportée dans un terrain humide y devient presque lisse. Les animaux perdent leurs poils dans les pays chauds, les augmentent dans les pays froids, etc... Le nombre de certaines parties extérieures se trouve quelquefois augmenté ou diminué (les étamines, les doigts, les dents, etc.).. »

G. Cuvier paraît avoir toujours conservé cette opinion, mais il soutint plus tard que ces caractères déterminés par le milieu étaient d'un ordre accessoire et inférieur à ceux qui distinguent les espèces qu'il considérait comme immuables¹.

C'est le 11 mai 1800 (21 floréal an VIII), dans le Discours d'ouverture de son Cours au Muséum d'histoire naturelle que Lamarck, jusqu'alors partisan de la fixité des espèces, donna pour la première fois aux explications biologiques rationnelles la précision, la netteté et la vigueur

1. Dans cette Revue rapide des précurseurs de Lamarck que je sais très incomplète, je me suis surtout attaché à citer les auteurs que l'on connaissait mal sous ce rapport. Il conviendrait de mentionner encore le nom d'Alphonse Leroy, professeur à l'Ecole de Médecine de Paris. (Alphonse Leroy : De la Nutrition et de son influence sur la forme et la fécondité des animaux sauvages et domestiques. Germainal, an VI. Paris, chez Maradax, libraire, n° 9 rue du Cimetière André-des-Arts.)

Pour cette question des précurseurs de Lamarck, le lecteur devra consulter : Edm. Perrier : La philosophie zoologique avant Darwin. Paris Alcan, 1884.

A. Giard : Histoire du transformisme. *Revue scientifique*, 1^{er} décembre 1888.

H.-F. Osborn : From the Greeks to Darwin. New-York, 1900.

Ch. Depéret : Les transformations du monde animal, Paris, Flammarion, 1907.

M. Landrieu : Lamarck, le fondateur du transformisme, sa vie, son œuvre. *Mem. Soc. Zool. de France*, t. XXI. 1909.

E.-S. Russel : Form and fonction. A contribution to the history of Animal morphology. London. 1916.

Etc...

qui leur avait manqué jusqu'alors. Sa manière de voir fut encore développée en 1806 dans un discours analogue, puis avec tous ses détails enfin dans sa Philosophie zoologique en 1809.

Bien mieux toutefois que ce dernier traité parfois obscur et toujours indigeste où les traits de génie se perdent trop souvent dans des longueurs inutiles, les leçons d'ouverture de 1800 et de 1806 donnent une idée claire, précise et suffisamment complète de sa manière d'envisager la question.

Au surplus, étant donné le point de vue spécial auquel nous devons nous placer ici, le chapitre VII de la première partie de la Philosophie zoologique est le seul qui nous intéresse.

Là, comme dans ses leçons d'ouverture, Lamarck explique comment il conçoit d'une part que les circonstances extérieures puissent exercer une action modificatrice sur les actes et les habitudes des animaux et que les modifications de ces actes et de ces habitudes puissent devenir des causes continues de modifications morphologiques¹.

Pour pouvoir apprécier la grandeur du génie de Lamarck, il faut tenir compte de l'époque où il écrivait et du fait très important que notre langue, encore trop pauvre à beaucoup d'égards, ne mettait alors aucun terme approprié à sa disposition pour l'exposé de ses idées neuves.

Il est certain que Lamarck a fait à ces facteurs qu'il invoque une part trop exclusive ; et, c'est, en partie, sans doute, pour cette raison qu'il s'est trouvé souvent conduit

1. Des conceptions très semblables à celles de Lamarck se trouvent exprimées, quoique avec moins de force et de netteté, dans les *Rapports du Physique et du Moral* de Cabanis. Paris, An X (1802). En 1905, G. Hervé (*Un transformiste oublié*, Cabanis. *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*) a attiré l'attention sur ce contemporain de Lamarck qui, de façon certainement indépendante, exprima presque dans le même temps les mêmes idées que lui.

aux explications obscures ou trop laborieuses qu'on lui reproche ; ainsi s'explique peut-être aussi dans une certaine mesure l'oubli dans lequel sont restées si longtemps ses conceptions pourtant géniales.

Lamarck nie catégoriquement l'influence de l'action directe du milieu : « Les circonstances, dit-il, influent sur la forme et l'organisation des animaux ». Mais il ajoute aussitôt : « Assurément, si l'on prenait ces expressions à la lettre, on m'attribuerait une erreur ; car quelles que puissent être les circonstances, elles n'opèrent directement sur la forme et sur l'organisation des animaux aucune modification quelconque. »

Peut-être néanmoins éprouvait-il plus d'hésitation à ce point de vue que ces lignes si catégoriques peuvent le faire supposer, puisqu'il avait cru devoir, en ce qui concerne les végétaux pour lesquels il paraît vraiment difficile de parler d'habitudes et d'efforts, faire une exception : il admettait en effet que chez eux « de grands changemens de circonstances n'en amènent pas moins de grandes différences dans les développements de leurs parties ».

Quoi qu'il en soit, on ne saurait lui marchander la gloire d'une part d'avoir pour la première fois explicitement formulé l'importante proposition que l'on peut résumer ainsi : ce sont les circonstances extérieures qui déterminent les caractères morphologiques des êtres vivants ; et, d'autre part, d'avoir indiqué l'un des processus suivant lesquels il semble bien que les circonstances extérieures peuvent agir.

Il convient d'ailleurs de noter par parenthèses que le mérite de Lamarck ne se borna pas à concevoir le problème du déterminisme morphologique ; il avait envisagé d'un seul coup le problème biologique dans son universalité : « Tout ce que la nature, dit-il, a fait acquérir ou perdre aux

individus par l'influence des circonstances où leur race se trouve depuis longtemps exposée, et par conséquent, par l'influence de l'emploi prédominant de tel organe, ou par celle d'un défaut constant d'usage de telle partie, elle le conserve par la génération aux nouveaux individus qui en proviennent, pourvu que les changemens acquis soient communs aux deux sexes, ou à ceux qui ont produit ces nouveaux individus. » (*Loi de l'hérédité des caractères acquis*¹).

Ce fut en somme et en tout état de cause par le génie de Lamarck que l'histoire naturelle des êtres vivants commença de devenir une véritable science².

Les successeurs et les disciples de Lamarck complétèrent sa doctrine en mettant en relief le rôle direct que joue le milieu dans le déterminisme des formes organiques.

Il se dégage de l'étude de la littérature que le précurseur, le fondateur même de l'Ecole qu'on appelle néo-lamarckienne est incontestablement Et. Geoffroy Saint-Hilaire qui, admirablement préparé par ses études tératologiques, fit intervenir le premier de façon systématique l'action directe du milieu ambiant³.

C'est surtout en Amérique où, comme en Europe d'ailleurs, on avait oublié, au milieu du siècle dernier, les tra-

1. Lamarck énonçait ainsi la loi du déterminisme morphologique : « Dans tout animal qui n'a point dépassé le terme de ses développemens, l'emploi plus fréquent et soutenu d'un organe quelconque fortifie peu à peu cet organe, le développe, l'agrandit et lui donne une puissance proportionnée à la durée de cet emploi ; tandis que le défaut constant d'usage de tel organe l'affaiblit insensiblement, le détériore, diminue progressivement ses facultés, et finit par le faire disparaître. »

2. Voir pour plus de détails au sujet de la doctrine de Lamarck, M. Landrieu déjà cité, page 59 : Lamarck, le fondateur du transformisme, sa vie, son œuvre. *Mém. Soc. zoologique de France*. t. XXI, 1909.

3. Voir notamment : Sur le degré d'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales ; questions intéressant l'origine des espèces téléosauriennes et successivement celle des animaux de l'époque actuelle. *Mémoires de l'Académie des Sciences*. XII-63, 1833.

vaux de Lamarck et en grande partie ceux de Geoffroy Saint-Hilaire que le néo-lamarckisme fut d'abord brillamment représenté et défendu. En 1866, A. Hyatt publiait son mémoire sur les Céphalopodes tétrabranchiaux¹, et, attribuait à l'action directe du milieu les diverses formes que présentent ces Mollusques au cours des périodes géologiques successives. En même temps, commençait la série des ouvrages de Cope qui devaient aboutir plus tard à son livre fondamental dont l'*Origin of Genera* (Philadelphia, 1869) n'était qu'un essai préliminaire : *The primary factors of Organic Evolution*, 1896 (Nouvelle édition, 1904)². Dans le Nouveau-Monde, les idées néo-lamarckiennes ont pris en ces dernières années, principalement avec H.-F. Osborn et les paléontologistes de son école, le plus vaste développement³. Il est important de remarquer que ce ne fut qu'après l'Amérique que l'Europe se décida.

Ce qui distingue essentiellement la tendance néo-lamarckienne actuelle de la tendance lamarckienne pure et originelle c'est qu'à l'action indirecte du milieu, les circonstances faisant naître un besoin, et, ce besoin, un effort déterminant à son tour certaines conditions de fonctionnement, origine des modifications morphologiques, s'ajoute l'action directe des facteurs extérieurs passivement subie par l'organisme.

En somme, la tendance lamarckienne, envisagée dans

1. A. Hyatt : On the parallelism between stages in the Individual and those in the groups of Tetrabranchiata. *Mem. Boston, Soc. Nat. Hist.*, 1866.

2. D'importantes critiques pourraient cependant être faites aux conceptions de Cope, en raison notamment du rôle inattendu qu'il attribue à la conscience dans l'évolution (théorie de l'archaesthétisme).

3. Voir par exemple au sujet du développement des tendances néolamarckiennes en Amérique : A.-S. Packard : Lamarck, the founder of Evolution ; his Life and Work, 1901.

son sens large, fait dépendre les caractères morphologiques fondamentaux, des circonstances du monde ambiant, et, cela, abstraction faite d'une manière de voir particulière à Et. Geoffroy Saint-Hilaire que je vais indiquer bientôt, par l'intermédiaire de variations de faible amplitude.

On la caractérise généralement en disant qu'elle est la doctrine de la continuité.

Au problème de l'origine des caractères, se lie étroitement, comme je l'ai dit, celui de l'adaptation, et, toute hypothèse complète doit pouvoir répondre aux deux questions. Y. Delage et M. Goldsmith¹ font remarquer que si l'on se borne à faire intervenir comme facteur déterminant des caractères les réactions actives de l'organisme, l'usage ou le non-usage, le fait de l'adaptation s'explique en quelque sorte de lui-même. La solution du second problème découle de celle du premier. A la vérité, dans les cas où l'influence directe des facteurs extérieurs paraît devoir être invoquée pour expliquer la genèse des caractères, le fait de l'adaptation ne me semble pas, si on prend la peine de la bien définir, souffrir plus de difficultés dans son explication; je m'efforcerai de l'établir dans la seconde partie de cet ouvrage.

Mais, on estime généralement que le desideratum, le point faible du Lamarckisme est l'explication du mécanisme de la transmission des caractères acquis d'une génération à l'autre, ou si l'on préfère d'individu à individu.

3. — LA TENDANCE MUTATIONNISTE

A la tendance lamarckienne s'oppose la théorie mutationniste suivant laquelle les caractères fondamentaux se

1. Y. Delage et M. Goldsmith: Les théories de l'Evolution. Paris, 1909.

seraient établis à la suite de variations de grande amplitude.

Les biologistes qui se rallient à cette manière de voir se réclament d'Et. Geoffroy Saint-Hilaire qui disait en effet que quelques types organiques ont pu avoir comme point de départ des monstruosités dont les caractères exceptionnels qu'il expliquait au surplus (il est essentiel de le faire observer) par l'intervention locale de causes purement mécaniques, se seraient trouvés par le fait d'une heureuse coïncidence en rapport avec un milieu donné. C'est ainsi par exemple qu'Et. Geoffroy Saint-Hilaire expliquait la transformation du Reptile en Oiseau¹.

Darwin par certains côtés de sa doctrine, Köl liker, Dall, Korschinsky, W. Bateson², et combien d'autres, sont à des point de vue divers regardés aussi comme de plus proches devanciers de celui qu'on considère généralement comme le fondateur du mutationnisme. Surtout en rapport avec certaines conceptions de Darwin (théorie des gemmules), plus encore avec celles de Weismann touchant le mécanisme intime de l'hérédité, également basée sur une interprétation donnée à un certain nombre d'expériences de Nilsson, la conception mutationniste fut érigée en système par de Vries³ à la suite de ses observations sur l'*Oenothera* et de ses longues expériences sur les modalités

1. M. Landrieu (*loc. citato*, page 263) note également que de Maillet peut, à certains égards être considéré comme un précurseur du mutationnisme : la transformation d'une forme marine en une forme terrestre est pour lui essentiellement brusque (Voir page 136 et suivantes du tome II du *Tellamed*. Edition d'Amsterdam, 1748).

2. W. Bateson. Materials for the study of variation treated with especial regard to Discontinuity in the origin of species. London, 1894.

3. H. de Vries : Die Mutations theorie. Vol. I. Die Entstehung der Arten durch Mutation 1901, et aussi Vol. II. 1903, Leipzig, Veit et Co. Voir aussi H. de Vries : Espèces et variétés, leur naissance par mutation, traduit de l'anglais par L. Blaringhem (conférences faites à l'Université de Californie, à Berkeley). *Bibliothèque scientifique internationale*. Paris, F. Alcan 1909.

de la variation au Jardin botanique de l'Université d'Amsterdam.

Ce qu'il faut bien savoir c'est que ce qui a fait éclore le mutationnisme c'est l'ensemble des recherches et des spéculations sur le mécanisme de l'hérédité. Des horizons se sont ouverts que l'on n'avait guère aperçus du temps de Lamarck et de ses successeurs immédiats.

Je me bornerai à résumer ici la manière de voir mutationniste, d'après un auteur qui s'est attaché à vouloir en faire une théorie consistante, cohérente, solide et complète, en prenant précisément comme clef de voûte, si l'on peut dire, les points de vue que j'envisage, c'est-à-dire celui du déterminisme des caractères fondamentaux et celui de l'adaptation.

Tout organisme, expose en substance L. Cuénot dans son livre *La genèse des espèces animales*¹, peut être considéré comme constitué de deux parties : le plasma germinatif et le soma. Le plasma germinatif renferme un certain nombre de substances particulières dont chacune correspond à tel caractère de telle partie du corps, ce sont les *déterminants* ou *gènes*².

Soit un caractère morphologique déterminé d'un organisme quelconque, nous pouvons le voir varier suivant deux processus : ou bien, sous l'influence de causes extérieures agissant sur le soma, le résultat produit traduisant l'action directe du milieu, et, l'on dit alors qu'il subit une

1. L. Cuénot : *La genèse des espèces animales. Bibliothèque scientifique internationale*. F. Alcan, Paris, 1911. Seconde édition 1921. Cette seconde édition a paru quand le présent ouvrage était déjà en épreuves. Pour l'exposé d'une théorie biologique, le livre de L. Cuénot me paraît à tous les égards être un modèle.

2. Il est sans doute artificiel (point n'est besoin d'y insister) de supposer un substratum particulier à chaque caractère. On ne peut cependant, comme l'a très justement fait remarquer M. Caullery (*Bull. Soc. Acclim.* 1911), reprocher une telle supposition à ceux qui se bornent à considérer les entités qu'ils créent comme de simples moyens d'analyse.

fluctuation (dans la seconde édition de son ouvrage, L. Cuénot remplace ce mot *fluctuation* par *somation*), ou bien d'une façon en apparence fortuite, mais en réalité du fait de la modification du déterminant qui lui correspond, le résultat produit ne traduisant nullement l'action du milieu ; la variation qu'il subit est alors dite une *mutation*.

Il est de toute évidence que pour qu'une variation puisse être considérée comme susceptible de jouer un rôle au point de vue évolutif, il faut que la différence morphologique qui en résulte puisse être héréditaire.

Or, on constate que seules sont susceptibles de l'être les différences qui ont pour origine une modification du plasma germinatif, c'est-à-dire celles qui proviennent des mutations. Les différences qui proviennent des fluctuations ou somations que nous voyons se produire ne le sont jamais. Les mutations seules par conséquent peuvent et ont pu présider à l'établissement des formes fixées.

Toutes les mutations, ajoute L. Cuénot, n'aboutissent cependant pas à des formes fixées : « Il y a quantités d'esèces en puissance qui ne sont jamais réalisées ».

Comment se fait-il alors, suivant cette conception, que les êtres vivants soient adaptés à leur milieu ? « La structure existe d'abord, dit Cuénot citant Davenport¹, et l'espèce cherche ou rencontre le milieu qui répond à sa constitution particulière. Le résultat adaptatif n'est pas dû à une sélection de structure adéquate à un milieu donné, mais au contraire au choix d'un milieu répondant à une structure donnée. »

Quand donc on constate qu'une forme ayant acquis des

1. Davenport : The animal Ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation. *The dec. publications, Univ. of Chicago*, 1903. Voir L. Cuénot, *loco citato*, page 415 ; seconde édition, page 432.

caractères morphologiques donnés du fait de mutations, se trouve exister et prospérer dans un certain milieu dont les conditions sont en rapport avec ses caractères, ce fait tiendrait à ce que la forme en question aurait trouvé précisément le milieu, « la place vide », qui lui convient. Si par contre, une forme est accidentellement placée dans un milieu non en rapport avec ses caractères, elle ne peut y subsister. Et, c'est pour cette double raison que nous constatons toujours l'harmonie entre la forme de l'organisme et le milieu. C'est là l'hypothèse de la préadaptation qui découle directement en somme des idées même d'Et. Geoffroy Saint-Hilaire.

Telles sont très brièvement exposées les grandes lignes de la conception mutationniste que développe M. L. Cuénot. Sans doute le fondement est-il loin d'en être nouveau ; sans doute l'auteur utilise-t-il largement les idées des autres ; mais la construction est au moins son œuvre. Et qui comprend ce qu'est vraiment la science jugera qu'édifier une théorie cohérente et complète constitue un très grand mérite, surtout lorsqu'il s'agit d'une matière aussi difficile et sur laquelle on a tant écrit.

Le mutationnisme, au lieu de lier, comme le lamarckisme, la question de l'adaptation à celle du déterminisme morphologique, l'en sépare complètement ; il répond d'une part au problème de l'origine des caractères par la mutation, c'est-à-dire un mode de variation dont les résultats, une fois réalisés, ne présentent aucun rapport nécessaire avec les circonstances du milieu, et, d'autre part, à celui de l'adaptation par l'hypothèse des préadaptations.

Les caractères fondamentaux s'établiraient suivant cette théorie, brusquement, à la suite de variations de grande amplitude. C'est l'opposé de ce que pensent les Lamarckiens

pour qui, au contraire, ils s'établiraient peu à peu à la suite de variations de faible amplitude.

On caractérise généralement la tendance mutationniste en disant qu'elle est la doctrine de la discontinuité; son point faible est de toute évidence l'hypothèse de la préadaptation.

Il ne faudrait point considérer cependant que la différence essentielle entre le Lamarckisme et le Mutationnisme consiste en ce que la première théorie attribue les caractères morphologiques à des variations de faible amplitude, alors que la seconde les attribue à des variations de grande amplitude. La différence essentielle des deux théories réside en ceci : La première attribue les différences morphologiques fondamentales qui créent les types d'organisation à des actions locales des facteurs extérieurs; la seconde les envisage comme des conséquences d'ordre secondaire d'actions des facteurs extérieurs sur le germen, c'est-à-dire sur ce que j'ai appelé le *diamonoplasma*. Et c'est précisément pourquoi le Lamarckisme qui rend bien compte de l'adaptation, a toujours éprouvé des difficultés en face du problème de la transmission des caractères, alors que le mutationnisme pour qui cette question n'existe pas, puisqu'il la pose en principe, est incapable d'expliquer le fait de l'adaptation.

Dans un ouvrage récemment paru ¹, M. Et. Rabaud propose une théorie biologique générale qui me paraît pouvoir se résumer ainsi :

Il existe une interaction constante entre l'organisme et le milieu.

Cette interaction consiste en des échanges entre le

1. *Éléments de Biologie générale. Bibliothèque de Philosophie contemporaine.* Paris, F. Alcan, 1921.

milieu et le sarcode (protoplasma) ou substance vivante.

Tout se ramène pour l'organisme, à des phénomènes d'ordre physico-chimique ayant pour siège le sarcode. Les variations morphologiques ne sont que des conséquences secondaires des modifications intimes de la substance vivante.

Alors que le Mutationnisme, aussi bien que le Lamarckisme, en raison de sa précision et de sa rigidité, mérite d'être appelé une véritable théorie, que, tout aussi bien que le Lamarckisme, il s'efforce par tous les moyens de répondre intégralement à l'ensemble des grandes questions qui se posent en Biologie, la théorie de M. Rabaud, fondée d'abord sur la base commune au Lamarckisme et au Mutationnisme, laquelle est d'ailleurs la seule base possible à concevoir de toute doctrine biologique, ensuite étroitement apparentée à ce dernier, puisque pour elle les variations morphologiques ne sont que des conséquences secondaires de modifications de la substance vivante, ne mérite point à vrai dire le nom de théorie. Non seulement elle est dépourvue de toute vertu explicative, mais elle se défend d'en avoir¹. Aussi la voit-on, imprécise, vague et flottante, n'aboutir en face du problème de l'hérédité qu'au verbalisme et à la logomachie², et en face de celui de l'adaptation à la négation de l'évidence, c'est-à-dire à la négation de la réalité de quelque rapport entre les caractères de l'organisme et les conditions de son milieu³.

1. M. Et. Rabaud estime par exemple que l'imprécision même de sa « théorie physiologique de l'hérédité » est un gain. (Et. Rabaud : *Recherches sur l'hérédité et la variation. Bull. biol. de France et de Belgique. Supplément I, 1919, pages 307 et 308.*

2. En s'efforçant d'éliminer les déterminants mendéliens ou tout ce qui pourrait y ressembler, M. Rabaud montre que le rôle essentiel qu'a si bien mis en lumière Em. Meyerson (*L'explication dans les Sciences, Paris, Payot, 1920*) et que, dans le cas particulier avait déjà depuis longtemps bien vu M. Caullery (voir page 66, note 2) des entités fictives dans la construction des théories lui échappe complètement.

3. Et. Rabaud : *Éléments de Biologie générale, Paris, Alcan, 1921. Chapitre x.*

Nous n'insisterons pas davantage ici sur les théories de M. Rabaud ¹.

Sans attacher à cette remarque, souvent déjà faite, plus d'importance qu'il ne convient, notons que le terme même de *mutation* pour désigner une catégorie de variations nettement définies par leur caractère héréditaire, et leur mécanisme de production (une action immédiate sur le plasma germinatif), paraît avoir été malheureusement choisi.

Il avait en effet déjà été employé, il y a plusieurs années par le paléontologiste Waagen qui s'en servait pour désigner, sans se préoccuper de leur nature, les variations que paraissent subir les organismes au cours des âges ².

L'attribution du même terme à deux choses autrement définies, dont l'une entre en quelque sorte dans l'énoncé du problème (mutation de Waagen) et dont l'autre en est précisément proposée comme solution (mutation des mutationnistes) entraîne nécessairement de regrettables confusions.

Une autre remarque est également à faire :

Lorsque l'on compare les trois solutions que nous venons d'examiner, un curieux rapprochement s'impose.

Chacune correspond exactement à l'une des trois grandes conceptions successivement émises en Géologie pour expliquer la morphologie terrestre.

Paragraphe 4. Le sophisme dont use M. Rabaud pour parvenir à éliminer le problème de l'adaptation morphologique consiste en ceci : il entend par milieu, non pas l'ensemble des conditions où vit l'organisme, mais une de ces conditions mise à part. Pour la critique détaillée, voir deuxième partie, livre premier du présent ouvrage.

1. Voir au sujet des conceptions de M. Rabaud relativement à l'hérédité et à l'adaptation : *Giornale per la Morfologia dell'Uomo e dei Primati*, vol. IV, Fasc. I, 1922.

2. L. Cuénot rappelle cependant dans la deuxième édition de son livre (p. 223, note 1) que le mot *mutation* a été employé pour la première fois en 1766 par l'horticulteur Duchesne à propos de l'apparition d'un Fraisier monophylle dans un semis de *Fragaria vesca* L.

1° La conception créationniste en Biologie n'est qu'une partie du système (si l'on peut ici se servir de ce terme) qui rend compte par l'action divine de l'origine de la Terre, de sa forme actuelle dans son ensemble et dans ses détails.

2° La conception mutationniste trouve, à certains égards, son parallèle dans la doctrine des révolutions du Globe de Cuvier. Elle tendrait suivant l'opinion de Le Dantec à nous ramener au créationnisme¹ : l'hypothèse des préadaptations invite en effet à invoquer la Providence, et, il convient de rappeler que les idées de G. Cuvier conduisirent ses successeurs à celle des Créations successives.

3° La conception lamarcienne enfin répond en Géologie à la théorie des causes actuelles qui, depuis Lyell, est universellement adoptée.

Ce que l'on constate avec surprise, c'est qu'au point de vue chronologique, ces manières de voir qui se correspondent ont suivi en Géologie et en Biologie une marche toute différente.

La théorie des causes actuelles est venue remplacer comme un progrès au point de vue rationaliste la conception cuviérienne, alors qu'au contraire le Mutationnisme, si l'on tient compte du moment où il s'est constitué en corps de doctrine, est de beaucoup postérieur au Lamarckisme.

1. Voir Le Dantec, en particulier dans son livre : *Contre la Métaphysique. Questions de Méthode. Bibliothèque de Philosophie contemporaine*. Paris. Alcan 1912. (Voir notamment, pages 226 et 227.)

CHAPITRE VI

EXPOSÉ DE L'HYPOTHÈSE ADOPTÉE POUR LA SOLUTION DU PROBLÈME DU DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE

§ 1. — EXAMEN DES RAPPORTS EXISTANT ENTRE LES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES FONDAMENTAUX QUI DÉFINISSENT LES TYPES D'ORGANISATION ET LES DIFFÉRENCES MORPHOLOGIQUES RÉSULTANT DES MUTATIONS ET DES FLUCTUATIONS. DEUX OBJECTIONS AU MUTATIONNISME; SON ORIGINE ET LE MÉCANISME DE SON DÉVELOPPEMENT.

J'ai défini plus haut les types d'organisation par la grande généralité de compréhension de leurs attributs.

Voici maintenant trois remarques à faire :

1° Alors que nous assistons souvent à l'établissement de différences morphologiques de compréhension très particulière, il ne nous arrive jamais de surprendre les variations dont ont pu résulter les différences morphologiques de compréhension très générale; nous nous bornons à constater ces dernières.

Si par exemple, nous pouvons voir au milieu d'une portée de lapins blancs issus de père et mère blancs, naître un lapin noir, en aucune circonstance, il ne nous est possible d'assister, au cours de l'existence d'une chose vivante, à des variations de telle nature qu'elles nous donnent l'impression du passage d'un genre à un autre genre ou même d'une espèce linnéenne à une autre espèce linnéenne voi-

sine. Tous les rejetons d'un couple de lapins, quelque extraordinaires que soient les différences qu'ils présentent, seront toujours tels (et l'induction qui le fait affirmer ne semble pas pouvoir être qualifiée de bien aventureuse) que personne n'hésitera jamais à affirmer que ce sont des lapins, ou pour mieux parler, que tout le monde s'accordera à leur donner le nom de lapins.

Bref, les seules variations qu'il nous est donné de constater aboutissent à des différences morphologiques d'une compréhension très peu générale. Nous pouvons donc dire que les différences morphologiques qui définissent et séparent les types d'organisation s'opposent aux résultats des mutations et des fluctuations tout à la fois en ce que, les unes aussi bien que les autres étant constatables, les variations auxquelles il faudrait attribuer ces différences ne le sont jamais.

2° Il résulte des données de l'observation que les caractères de compréhension très générale, c'est-à-dire ceux qui définissent et séparent les types d'organisation, présentent toujours avec le milieu un rapport d'un certain ordre.

Ce rapport peut, ou bien paraître exprimer un lien de causalité directe entre le milieu et l'attribut morphologique en question, ou bien être d'ordre adaptatif, c'est-à-dire être tel qu'il fasse naître l'idée, tel qu'il donne l'illusion que l'attribut morphologique existe précisément en vue d'un but fonctionnel à remplir dans le milieu même où l'organisme se trouve placé. Parfois aussi le rapport de l'attribut avec le milieu présente ce double caractère.

Pour s'en tenir à un cas particulièrement simple et net, chacun voit immédiatement que le type Poisson (dans le sens que communément l'on donne à ce terme) contient dans sa définition, un ensemble de caractères de compré-

hension très générale qui d'une part, semblent *a priori*, pouvoir être attribués à l'action même du milieu et qui, d'autre part, sont tels qu'ils peuvent paraître exister en vue de rendre possible ou même de favoriser la locomotion aquatique : la forme du corps d'un Maquereau ou d'un Thon semble bien due à l'action de modelage continu des filets liquides ; elle est en outre et manifestement celle qui se trouve être la plus favorable à la progression rapide dans l'eau.

On pourrait objecter cependant que pour certains caractères de compréhension très générale, il paraît impossible de découvrir avec le milieu un tel rapport. C'est aux caractères dits ancestraux ou ataviques que je fais allusion ici. Si les caractères de cette catégorie paraissent ne pas présenter de rapport avec les conditions du milieu actuel, on a de fortes raisons de supposer qu'ils en présentent avec les conditions antérieures d'un milieu qui n'existe plus, et qu'au moins le maintien et la persistance de ces caractères, dans la mesure où ils ont persisté, sont en quelque rapport aussi avec le milieu actuel.

Si, maintenant, on examine, en se plaçant à ce même point de vue, les caractères morphologiques qui n'ont qu'une compréhension très particulière, on constate qu'en ce qui les concerne, le rapport avec le milieu peut, ou être très accusé (et il est alors de même nature que dans le cas des attributs morphologiques de compréhension très générale, exprimant un lien de causalité) ; ou au contraire sembler nul. Les différences de forme extérieure qui séparent dans une même région, sur une même côte, sur un même rocher, les individus de l'espèce *Mytilus edulis* L. se montrent nettement, comme nous le verrons plus loin, en rapport étroit avec les conditions particulières de la vie de chacun.

On saisit mal par contre ce à quoi peut correspondre le fait pour un lapin d'être né blanc ou noir.

Les caractères fondamentaux qui définissent les types d'organisation, c'est-à-dire les caractères de compréhension très générale, ont donc ceci de particulier qu'ils présentent *toujours*, alors que les caractères de compréhension peu générale que nous avons montré provenir seuls de variations constatables ne présentent que *parfois*, avec le milieu, le rapport précédemment défini.

3° Enfin, on remarquera que les différences morphologiques de compréhension très générale qui définissent et séparent les types d'organisation sont, et c'est un fait de constatation banale, transmises héréditairement (puisque par exemple d'un lapin ne naît jamais qu'un lapin), alors que le sont seulement, ou sont seulement susceptibles de l'être, certaines des différences morphologiques qui résultent des variations constatables.

En résumé, les variations constatables aboutissent toujours à des caractères d'ordre très peu général ; parmi ces variations constatables, il en est dont les résultats morphologiques présentent avec le milieu un rapport du même ordre que celui que présentent les caractères de compréhension très générale, c'est-à-dire ceux qui définissent les types d'organisation, alors qu'il en est d'autres dont les résultats morphologiques ne présentent pas un tel rapport, et, il en est également qui aboutissent à des caractères susceptibles de se transmettre, alors qu'il en est d'autres dont les résultats morphologiques paraissent intransmissibles.

Le tableau suivant résume les diverses catégories que l'on peut établir dans les différences morphologiques de

tout ordre en se plaçant aux points de vue qui viennent d'être envisagés.

Différences morphologiques qui, en raison de la grande généralité de leur compréhension, intéressent au plus haut degré le problème de la constitution des types d'organisation. Elles présentent le caractère d'avoir toujours avec le milieu un rapport plus ou moins net. Elles sont héréditaires. *Le problème consiste à déterminer la nature des variations dont elles proviennent.*

Différences morphologiques d'ordre très particulier. Elles résultent de variations de grande amplitude puisque nous les voyons se produire sous nos yeux (mutations et fluctuations des mutationnistes). On peut, en se conformant aux conceptions mutationnistes les caractériser de la façon qui suit :

Les unes proviennent de variations dépendant d'une cause agissant sur le plasma germinatif. Elles n'accusent pas de rapport avec le milieu. Elles sont susceptibles d'être transmises.

(Mutations.)

Les autres relèvent toujours d'une causalité extérieure évidente, résultant d'une action locale. Elles présentent avec le milieu un rapport comparable à celui qu'affectent avec ce même milieu les différences morphologiques de compréhension très générale. Elles ne seraient pas transmissibles.

(Fluctuations.)

Fig. 1. — Généralité décroissante de la compréhension des différences morphologiques.

Il ressort déjà de ces considérations deux objections fondamentales à opposer à la théorie mutationniste, en tant qu'elle voudrait s'appliquer à résoudre le problème de l'origine des caractères fondamentaux qui définissent les types d'organisation.

Comment concilier tout d'abord ces deux faits que d'une part les mutations aboutissent à des différences morpho-

logiques ne présentant avec le milieu aucun rapport, alors que d'autre part les caractères qui entrent dans la définition des types d'organisation offrent avec le même milieu un rapport toujours si net?

L'explication de l'adaptation morphologique, ce fait fondamental, est en somme radicalement impossible avec cette théorie; l'hypothèse des préadaptations n'invoque en réalité que des séries de coïncidences, de conjonctions fortuites dans l'espace et dans le temps difficilement admissibles, lorsque l'on analyse les cas particuliers. Et c'est surtout cela qui, comme je l'ai dit¹, donne raison à Le Dantec lorsqu'il prétend que le mutationnisme, étant données nos tendances naturelles d'esprit, risque de ramener au créationnisme.

La seconde objection me paraît peut-être encore plus importante.

De la définition même qui a été donnée plus haut des caractères fondamentaux des types d'organisation, il paraît ressortir nettement qu'étant donné le caractère très particulier que présentent les différences morphologiques résultant des mutations, la théorie mutationniste ne saurait être, en raison de ce seul motif, considérée comme capable de fournir une réponse au problème de l'origine des caractères de compréhension très générale. Rechercher les facteurs qui ont pu déterminer un attribut particulier, comme la couleur d'un lapin, est un tout autre problème que celui qui consiste à déterminer le mécanisme complexe de la constitution du type lapin, et c'est un problème infiniment moins intéressant. Étudier les circonstances dans lesquelles se produisent les diverses conditions de l'appareil végétatif des

1. Voir page 72.

OEnothères ne peut rien nous apprendre sur le mode d'établissement du type OEnothère lui-même. Bref, l'étude des phénomènes de la catégorie de ceux que les mutationnistes peuvent aboutir à pénétrer a un intérêt sans doute, mais cet intérêt n'est que secondaire.

La question que les mutationnistes traitent n'a en tous cas aucun rapport avec celle de l'établissement des types d'organisation qui est la question fondamentale.

Je demande que l'on m'accorde d'essayer de rétablir la suite de raisonnements qui a pu, à mon sens, faire naître à l'esprit la pensée de considérer les variations dites mutations comme pouvant être à l'origine des caractères morphologiques fondamentaux qui définissent les types d'organisation.

Tout me paraît reposer sur une idée préconçue qui serait de croire *a priori* qu'il ne peut y avoir d'autres variations que des variations de grande amplitude et qui par cela même éclatent en quelque sorte sous nos yeux. Pour expliquer le mécanisme de constitution des types d'organisation, toute hypothèse de variations de faible amplitude, et qui nous échapperaient par cela seul, est donc ainsi éliminée *a priori*.

Cette façon de raisonner suppose en quelque sorte par avance le problème résolu en un certain sens.

Et, si, partant de telles prémisses, l'on se demande alors quelles sont parmi les variations constatables celles qui ont pu présider à la constitution des types d'organisation, voici comment on peut raisonner :

Il y aurait une présomption en faveur de l'opinion qui soutiendrait que ces caractères sont le résultat de fluctuations analogues aux fluctuations que nous observons : ces

dernières aboutissent en effet à des caractères qui paraissent aussi présenter avec le milieu un rapport comparable à celui que présentent les caractères dont il s'agit de déterminer l'origine.

Mais, dira-t-on, les résultats des fluctuations ne sont pas héréditaires. Il faut donc de toute nécessité abandonner l'idée qu'elles ont pu présider à l'établissement des caractères qui définissent les types d'organisation. On observe, au contraire, que les caractères dus aux mutations sont susceptibles d'être transmis. C'est donc à ces dernières que nous devons nécessairement nous arrêter... L'hypothèse de la préadaptation est alors une conséquence qui s'impose obligatoirement.

Il semblerait que ce soit de la hantise de l'objection qui résulte de la non transmissibilité habituelle des caractères provenant des fluctuations que soit né le mutationnisme. Ses partisans paraissent en effet vouloir éliminer surtout la difficulté que soulève le problème de la transmissibilité des caractères acquis. Dans leur système ce problème ne se pose plus, puisque par définition même le plasma germinatif c'est-à-dire le substrat de l'hérédité est atteint d'emblée, mais ils ont dû recourir pour expliquer l'harmonie toujours constatée entre la morphologie de l'organisme et les multiples conditions de son milieu (harmonie ne pouvant être pour eux liée à la causation) à l'hypothèse des préadaptations difficilement acceptable.

En résumé, si c'est la préoccupation d'expliquer le déterminisme morphologique qui a guidé Lamarck et guide encore ceux dont les idées se rattachent aux siennes, si le lamarckisme est avant tout une doctrine de morphologistes, il est hors de doute que le mutationnisme est surtout né du souci d'expliquer les phénomènes d'hérédité

et des efforts faits pour y parvenir. Il est en cela le produit des tendances qui depuis plusieurs années, prédominent en Biologie.

§ 2. — CONSIDÉRATIONS SUR LES VARIATIONS CONSTATABLES

α. — LES MODALITÉS DU DÉTERMINISME DES VARIATIONS CONSTATABLES

Pour obtenir des mutations, dit L. Cuénot¹, il faut agir sur le plasma germinatif, nécessairement par l'intermédiaire du soma, modifier profondément le chimisme de l'organisme.

Les différences morphologiques résultant de ce que l'on appelle les mutations paraissent bien en effet être en rapport, dans un certain nombre de cas, avec des causes modifiant profondément l'état constitutionnel; ces causes seraient des toxines microbiennes par exemple, des sécrétions d'origine parasitaire, des sécrétions internes modifiées, etc.

Dans d'autres cas, les mutations seraient simplement des manifestations purement héréditaires. Cette conception de considérer la fécondation comme une source de variations s'impose à tous les esprits. Weismann, au moins dans ses premiers travaux, estimait même qu'il n'existait pas d'autre source possible de variation que l'amphimixie. Et la liste de ceux qui, moins intransigeants, ne la regardent que comme l'une des causes possibles de variation serait trop longue à établir pour que l'on songeât à la donner. Voici comment s'exprime à cet égard A. Lameere dans le discours qu'il prononça le 14 octobre 1907 à la séance de rentrée

1. L. Cuénot : *Loco citato*, page 166. Deuxième édition, page 278.

des Cours de l'Université libre de Bruxelles : « La cause des variations quelles qu'elles soient, dit-il, doit en dernière analyse être cherchée dans l'influence exercée par les milieux sur les organismes. La fécondation est, il est vrai, une source importante de variabilité ; en juxtaposant les tendances héréditaires maternelles et paternelles, elle empêche que les enfants ne ressemblent complètement à l'un ou à l'autre parent »¹. Cette conception ressort aussi des vues de J.-P. Lotsy² sur l'origine des Espèces, et, répétons-le, de la lecture de beaucoup d'autres auteurs. On s'étonne donc de voir, en 1919, M. Rabaud présenter une idée aussi banale comme le fondement nouveau d'une théorie de l'hérédité³.

On peut ainsi concevoir que les différences morphologiques les plus inattendues apparaissent sans que le milieu semble y être pour quelque chose, et ce n'est qu'en remontant à l'origine qu'on trouverait des variations premières sous la dépendance des facteurs extérieurs.

En résumé, les mutations des mutationnistes auraient bien effectivement pour caractère d'être liées à une modification immédiate du chimisme général de l'être, et, cette modification proviendrait soit d'une action d'origine extérieure, soit du fait d'un croisement.

Quant aux autres variations *constatables* que les mutationnistes dénomment fluctuations (ou somations), elles sont évidemment dues à une action qui semble rester purement

1. Aug. Lameere : Le mécanisme de l'évolution. Bruxelles, 1907.

2. Voir par exemple J.-P. Lotsy : L'origine des espèces par croisements. *Conférence à la Société botanique de France*, 26 mars 1914.

3. Et. Rabaud : Recherches sur l'hérédité et la variation. Etude expérimentale et théorie physiologique. *Bull. scientif. de France et de Belgique*. Supplément I. 1919. Page 183.

locale, ne devant guère retentir sur l'état constitutionnel.

A la subdivision des variations constatables et nécessairement de grande amplitude admise par les mutationnistes et basée surtout sur le caractère *transmissibilité* (mutations et fluctuations) on pourrait proposer, je crois, de substituer la catégorisation suivante basée sur ce que nous pouvons savoir ou supposer des modalités du déterminisme de ces variations : 1° Variations d'apparence nettement spontanée et qui ne sont que des faits d'hérédité, variations dues à la seule amphimixie, à l'hétérogénéité nécessaire des éléments sexuels qui se trouvent en présence au moment de la fécondation ; le nom d'*héredo-variations* leur convient ; 2° Variations nettement déterminées par l'action des facteurs extérieurs ; je propose pour elles la dénomination de *fluctuations* ; leurs résultats peuvent être héréditaires dans la mesure où la cause qui les a déterminées a produit des modifications suffisamment profondes de l'état constitutionnel de l'organisme. A cette catégorie se rattachent l'ensemble des fluctuations telles que les comprennent les mutationnistes et un certain nombre de leurs mutations, leurs [autres mutations entrant dans la catégorie des héredo-variations.

Le terme *mutation* resterait réservé à la désignation des variations que paraissent subir les organismes au cours des âges, dans le sens où l'employait Waagen¹.

1. Voir l'exposé préliminaire de la manière de voir ci-dessus développée in R. Anthony : La Force et le Droit, Le Prétendu droit biologique. Paris, F. Alcan. Bibliothèque de Philosophie contemporaine, 1921. Pages 146-147-148, note 1.

β. — LES CONDITIONS DE LA TRANSMISSIBILITÉ DES RÉSULTATS DES VARIATIONS CONSTATABLES. — EXPOSÉ DE LA QUESTION DE L'HÉRÉDITÉ DES CARACTÈRES ACQUIS.

La division par les mutationnistes des variations constatables, et par ce fait même de grande amplitude, en mutations et fluctuations est avant tout basée sur la transmissibilité des résultats des premières et la non transmissibilité des résultats des secondes. « Il n'est pas inutile d'insister sur ce fait, dit L. Cuénot¹, habituellement mal compris, que mutation est exactement synonyme de variation héritable ».

Lorsque les variations constatables sont de simples manifestations héréditaires, leurs résultats peuvent être ou ne pas être transmis; en dépit des progrès qu'ont fait en ces dernières années les études mendéliennes, l'ignorance où nous sommes encore du mécanisme de l'hérédité modificatrice, le peu que nous connaissons de ses lois nous empêchent de prévoir dans tous les cas et avec certitude quand ils le seront et quand ils ne le seront pas.

Mais lorsqu'elles sont en rapport avec des causes extérieures, quand et comment leurs résultats peuvent-ils se transmettre? C'est à ce propos que se pose le problème de l'hérédité des caractères acquis.

Le problème de l'hérédité des caractères acquis à la suite d'actions d'origine extérieure qui a suscité tant de controverses est, à proprement parler, le boulevard des mutationnistes, la citadelle peut-on dire qu'ils opposent aux Lamarckiens.

1. L. Cuénot : *Loco citato*, page 113.

L. Cuénot définit ainsi le caractère acquis : « C'est, dit-il, la différence entre la norme et la fluctuation ; c'est une modification qui se présente à n'importe quel âge, qui est visiblement l'effet d'une cause extérieure, à tel point que si cette cause n'avait pas existé, la modification ne se serait aucunement produite »¹.

L'argument du Mutationnisme contre le Lamarckisme peut être précisé ainsi : si après avoir déterminé, en faisant intervenir une cause extérieure, une disposition morphologique du même ordre que l'une de celles que l'on considère comme fondamentales dans un certain type d'organisation, c'est-à-dire une disposition accusant par exemple un lien de causalité, on s'efforce ensuite de la transmettre en dehors des conditions qui l'ont produite, il est démontré que l'on échoue toujours.

Par conséquent, le fait de l'adaptation qui ne saurait être nié (car, pas plus que les néolamarckiens, les mutationnistes ne nient la réalité de l'adaptation morphologique)² ne peut être le résultat de l'action directe du milieu.

Pour répondre à cette argumentation les Lamarckiens renouvellent les expériences, s'efforçant d'obtenir des résultats définitifs.

Loin d'accepter le terrain de combat qu'on veut leur imposer, il me semble que les Lamarckiens devraient reconnaître sans ambages la non hérédité (sauf dans quelques cas bien déterminés et que nous préciserons plus loin) des caractères acquis dans les conditions que leurs contradicteurs demandent. Il semble même que l'on puisse dire

1. L. Cuénot : *Loco citato*, pages 172 et 173. Dans sa deuxième édition, page 326, l'auteur se sert d'autres termes, mais ne change pas, quant au fond, le sens de sa définition.

2. Le seul auteur qui me paraît avoir jusqu'ici nié ce fait manifeste est, comme je l'ai dit (pages 70 et 71), M. Rabaud.

que s'il en était autrement, si les résultats constatés des actions nécessairement brutales que l'on fait intervenir se transmettaient toujours, il n'y aurait pas d'adaptation. Or l'adaptation est nécessaire en ce sens qu'elle ne peut pas ne pas être puisqu'elle est la condition même de l'existence¹, et c'est en outre un fait dont l'évidence s'impose.

A vrai dire, l'argumentation des mutationnistes porte à faux, et Weismann n'avait nullement le droit de conclure, comme il le fit en 1888 à Cologne, de la non hérédité des caractères acquis à l'effondrement du Lamarckisme. La question me paraît devoir se poser tout autrement. Montgomery a dit avec beaucoup de raison : il faut se demander non pas « les caractères acquis sont-ils héréditaires », mais « quels sont parmi les caractères acquis ceux qui sont héréditaires ». On peut s'exprimer encore de cette façon : quelles sont les conditions requises pour qu'un caractère acquis puisse devenir héréditaire.

Les caractères acquis entrant exactement dans la définition proposée peuvent être groupés de la façon suivante, en se plaçant seulement au point de vue du genre d'action qui les produit.

1° Caractères acquis par l'action des facteurs physiques (résultat des mutilations, de l'action de la lumière, de la température, du milieu chimique, etc., conséquences des maladies provoquant une intoxication générale, etc... etc...)

2° Caractères acquis par le fait de l'usage ou du non usage. Ex. : augmentation ou diminution de volume des muscles par l'exercice ou par l'inactivité.

Les caractères résultant *directement* de mutilations ne sont généralement pas héréditaires.

1. Voir la deuxième partie de cet ouvrage.

Ainsi la circoncision est pratiquée depuis des siècles chez les Juifs. Depuis un temps immémorial, les Chinoises font subir à leurs pieds des déformations profondes, et les femmes de tous les pays se perforent les oreilles. Or, le prépuce des enfants juifs paraît aussi développé à la naissance que celui des autres enfants, les pieds des jeunes Chinoises ne semblent pas avoir été modifiés au cours des temps, et l'on n'a jamais vu d'enfant naître avec les oreilles percées ou quelque chose qui rappelle les conséquences habituelles d'une telle perforation.

Weismann a coupé la queue à 22 générations de souris, et 1592 petits provenant de parents ainsi mutilés sont toujours nés avec une queue normale.

D'autres expériences analogues ont constamment donné les mêmes résultats négatifs.

L'autotomie des appendices est fréquente chez les Crustacés décapodes brachyures et les Insectes orthoptères, et, cependant on n'observe chez eux aucune régression de ces appendices pouvant être imputée à cette autotomie. On pourrait en dire de même de la rupture de la queue si souvent produite chez les Lézards : les descendants d'individu mutilés naissent toujours avec une queue normale.

Oserait-on même penser que certaines des formes variées que présente l'hymen chez la femme indiquent une régression de cette membrane qui constitue, lorsqu'elle est bien développée, un obstacle réel à l'exercice d'une fonction fondamentale et qui se répète incessamment au cours de l'existence de la lignée ?

Il est cependant des cas où les modifications résultant de mutilations provoquées paraissent pouvoir être transmises. En voici quelques-uns. Ayant pratiqué des lésions du foie ou du rein sur un certain nombre de Lapins ou de

Cobayes femelles en gestation, Charrin, Delamarre et Moussu ont observé que les produits de ces femelles présentaient parfois, à la surface du même organe, des sortes de cicatrices reproduisant celles que portaient leurs parents.

Voici la relation d'un autre cas que l'on doit à Le Hello,

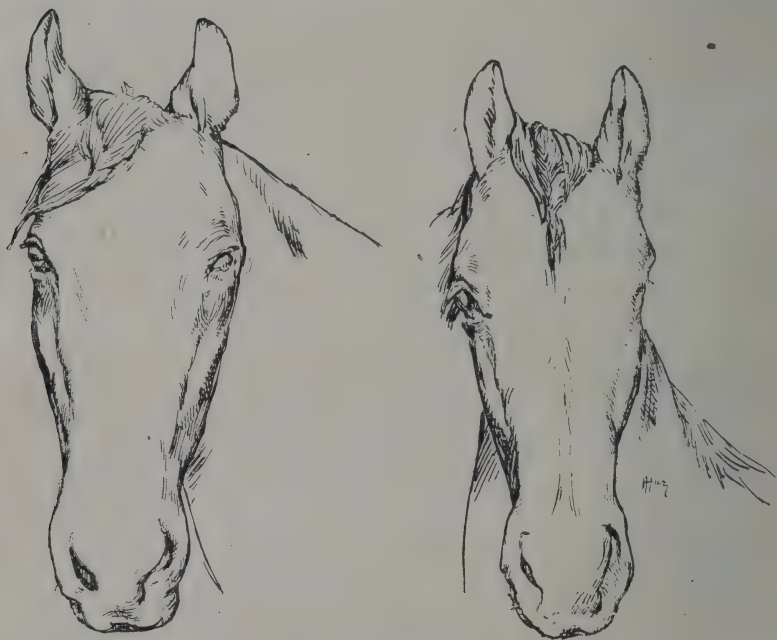


Fig. 2. — A gauche, jument appartenant au baron de Rothschild : résultat d'une lésion traumatique de l'œil gauche. — A droite, pouliche née de la précédente présentant une microphthalmie gauche. (D'après une photographie existant à la Station physiologique du Collège de France).

lequel le communiqua jadis à Marey (*C. R. Acad. des Sc.*, 20 janvier 1902). Les photographies justificatives de cette observation éminemment intéressante existent à la Station physiologique du Collège de France (voir fig. 2).

Une jument appartenant au baron de Rothschild eut, pendant les premiers temps de sa gestation, un accident à la suite duquel se produisit une atrophie de l'œil gauche.

La pouliche qu'elle portait naquit avec un œil, le gauche précisément, réduit de volume et inutilisable. Et si l'on parle ici de rencontre fortuite on peut objecter la fortuité partout.

Ce sont là des cas de transmission de caractères que l'on peut dire directement acquis.

D'autre part tout le monde connaît les célèbres et nombreuses expériences de Brown-Séguard¹ qui parvint à transmettre chez le Cobaye les résultats indirects de différentes lésions du système nerveux, et celles plus récentes de Blaringhem² qui obtint des modifications importantes des épis de Maïs à la suite de mutilations de la tige pratiquées au cours de générations antérieures. Ce sont là des cas de transmission de caractères *indirectement* acquis, et la distinction est essentielle entre un caractère *directement* acquis et un caractère *indirectement* acquis. Nous y reviendrons un peu plus loin, mais on peut déjà en saisir la portée d'après ces seuls exemples.

On a signalé aussi la transmission de caractères acquis à la suite de la mise en action des grands facteurs physiques. Standfuss³ (en 1898) en soumettant au froid des chrysalides de *Vanessa urticae* L., et, E. Fischer (en 1901)⁴ en agissant de la même façon sur celles de l'*Arctia caja* L. obtinrent des individus mélaniques, qui, placés ensuite,

1. Voir Brown-Séguard : C. R. Soc. Biologie, 1868-1875, Arch. de Physiol. normale et pathologique, 1871. C. R. Acad. des sciences, 1882.

Dans la seconde édition de son ouvrage déjà cité (p. 331 à 334), Cuénot rappelle toutes les critiques faites aux expériences de Brown-Séguard. En dépit de ces critiques, il est cependant impossible de considérer que tous ses résultats soient controuvés.

2. L. Blaringhem : Mutation et traumatisme. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. 1907.

3. M. Standfuss : Experimentelle zoolog. Studien mit Lepidopteren. Denkschriften der Schweizerische Naturforschende Gesellschaft, XXXVI.

4. E. Fischer : Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeit. f. Entomologie, 6.1901 et 7.1902.

ainsi que leurs chenilles et leurs chrysalides dans des conditions normales auraient donné un fort pourcentage d'individus également mélaniques. Kammerer (1908)¹ a obtenu des résultats comparables sur la *Salamandra atra* Gray : en élevant ce Batracien en milieu très humide, on obtient assez souvent des naissances plus précoces et plus nombreuses. Les larves précoces une fois adultes et placées dans les conditions normales fourniraient également des naissances précoces.

Il est juste de faire observer cependant que l'on discute sur l'interprétation qu'il convient de donner à ces différents résultats et que beaucoup d'auteurs (L. Cuénot, par exemple) ne les considèrent pas comme suffisamment probants.

Mais ce sont parmi les conséquences des maladies qui provoquent une intoxication générale que se trouvent incontestablement les cas les plus nets et les plus nombreux de transmissibilité aussi bien physiologique qu'anatomique. A propos des premiers par exemple, Cuénot (deuxième édition, page 329) rappelle qu'Ehrlich² a constaté que des femelles de Rongeurs (Souris, Cobayes, Lapins), et même d'autres Mammifères immunisées contre certaines toxines pouvaient transmettre à leurs petits, même 30 mois après la dernière injection immunisante, une immunité plus ou moins complète.

Chacun connaît aussi les résultats des belles expériences de Charrin et de Gley sur la transmission héréditaire de l'immunité ainsi que sur l'action hérédi-

1. Kammerer : Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 25. 1908.

2. Ehrlich : Experimentelle Untersuchungen über Immunität. *Deutsche medic. Wochenschrift*, 1891.

taire et l'influence tératogène des produits microbiens¹.

Il semble donc que la transmission de certains caractères acquis indirectement à la suite d'une intoxication générale soit certaine. Il paraît difficile de l'expliquer dans tous les cas par le simple passage à travers le placenta des toxines de la mère au fœtus.

Notons, pour finir, que certaines intoxications générales qui ont déterminé sur les organismes qui en ont été l'objet des modifications données, en déterminent de toutes différentes chez leurs descendants, sans qu'il soit cependant possible de nier la relation entre la cause ayant agi sur le parent et le résultat morphologique présenté par les rejetons. A cette catégorie, se rattachent par exemple ce que l'on appelle les stigmates de la dégénérescence en général et ceux de la syphilis héréditaire, de l'hérédo-tuberculose, de l'hérédo-alcoolisme en particulier.

Les caractères acquis par le fait de l'usage ou de la désuétude ne paraissent pas être héréditaires, du moins d'une façon générale. Chacun sait en effet que les enfants d'un athlète n'ont aucune chance d'être plus musclés que les autres, et, qu'inversement ceux d'un homme dont les muscles se sont atrophiés par le manque d'usage ne le sont pas moins.

Il résulte en somme de cet inventaire rapide que la transmission des caractères acquis dans les conditions demandées est exceptionnelle. Les cas connus de transmis-

1. Voy. A. Charrin et E. Gley ; Recherches sur la transmission héréditaire de l'immunité. *Arch. de Physiologie*, 1893. Nouvelles recherches expérimentales sur la transmission héréditaire de l'immunité. *Ach. de Physiologie*, 1894. Influence de la cellule mâle sur la transmission héréditaire de l'immunité. *Arch. de Physiologie*, 1895. Sur l'action héréditaire et l'influence tératogène des produits microbiens. *Arch. de Physiologie*. Janvier, 1896.

sion paraissent pour la plupart entrer dans cette catégorie :

Caractères survenus à la suite d'une action ayant modifié profondément et d'emblée l'état constitutionnel général. (Cas des expériences de Charrin, Delamarre et Moussu, le foie jouant un rôle important dans l'économie générale. Immunités contre certaines intoxications, etc.)

En raison du rôle important que joue dans l'organisme le système nerveux lequel paraît tenir sous sa dépendance tant au point de vue de leur fonctionnement, qu'à celui de leur développement ontogénique tous les organes du corps, il semble que les mutilations qui l'affectent chez une femelle en gestation peuvent être considérées comme entraînant aussi et à quelques égards une modification de l'état constitutionnel du rejeton qu'elle porte.

Voici une autre question : Pourquoi voit-on les résultats des mutations des mutationnistes intéresser le plus souvent des dispositions sans valeur au point de vue vital ?

Dans le cas où les mutations des mutationnistes sont simplement des faits d'hérédité, c'est-à-dire résultent simplement de l'action réciproque de deux cellules sexuelles en présence, comme dans celui où ce sont des processus que détermine une action sur l'état constitutionnel, on s'explique aisément pourquoi nous ne voyons jamais varier par mutation que des caractères sans importance au point de vue des rapports avec le milieu, ou du moins, et pour parler plus congrument, pourquoi les résultats des mutations qui portent sur des dispositions importantes nous échappent, ne dépassant jamais les limites d'un très petit nombre de générations ; ce nombre de générations est d'autant plus petit que le caractère modifié est plus important. En effet, si des actions immédiates sur l'état consti-

tutionnel viennent à affecter des caractères importants au point de vue vital, en raison de leur amplitude même qui nous les fait constater, leurs résultats sont incompatibles avec la persistance de la lignée ou même de l'individu.

On constate que, le plus souvent, les résultats des mutations ne consistent simplement qu'en des variantes de coloration comme celle que l'on observe sur les ailes des Papillons ou le pelage des Mammifères, des différences dans le mode d'implantation ou la direction des poils ou des plumes, des diversités de l'appareil végétatif chez les plantes. Ces caractères, pour la plupart, d'ordre purement épithélial si l'on peut dire, sont à peu près insignifiants au point de vue vital; non seulement les organismes qui les présentent risquent peu de leur fait d'être mis en état d'infériorité au cours de la lutte pour la vie, mais encore, en dehors de toute lutte, ces caractères ne paraissent point devoir troubler l'équilibre de l'être avec son ambiance au point de le mettre en péril.

Il est, au surplus, facile de remarquer que les mutations rarement observées chez les animaux sauvages se montrent au contraire particulièrement fréquentes et importantes chez les espèces domestiques qui sont en quelque sorte protégées par l'homme, soustraites par lui aux périls ordinaires de leur vie. Le fait, par exemple, pour un animal sauvage d'avoir une coloration sensiblement différente de celle de ses semblables peut le mettre en état d'infériorité, en le désignant immédiatement aussi bien à ses ennemis qu'à ses proies. Les animaux sauvages qui présentent à leur naissance de telles anomalies ont des chances de disparaître avant d'avoir eu le temps de faire souche.

Pour les espèces domestiques ces inconvénients sont réduits à leur minimum. Il y a lieu toutefois, à ce point de

vue, de distinguer entre les animaux domestiques : les uns s'élèvent pour l'agrément ou exclusivement en vue de l'utilisation de leurs dépouilles. Ce sont naturellement ceux qui sont le plus complètement soustraits aux contingences du milieu ; c'est à eux que s'applique le plus étroitement ce qui vient d'être dit. Chez les autres, ce que l'Homme utilise au contraire ce sont, dans leur ensemble ou en partie, les caractères adaptatifs : le Cheval par exemple, aussi bien à l'état domestique qu'à l'état sauvage, se manifeste dans son adaptation à la marche quadrupède. Au point de vue des mutations pouvant porter sur certains de ses organes, il est placé dans des conditions très comparables à celles de ses congénères sauvages, car s'il est à peu près soustrait aux nécessités de l'existence, il subit par contre, en ce qui concerne les variations possibles des organes en question, une sélection artificielle sévère.

En résumé, l'action du milieu s'opposerait plutôt, par le fait de l'élimination précoce des individus mutés, à la transmission des résultats des mutations qui portent sur des caractères importants au point de vue vital, que les mutations consistent en une action immédiate sur l'état constitutionnel ou qu'elles proviennent de croisements. Et de là suit encore un nouvel argument à opposer au mutationnisme en tant qu'il prétendrait rendre compte du mécanisme de constitution des types d'organisation¹.

1. Parfois une mutation a pour résultat la réapparition d'un caractère depuis longtemps disparu.

L'un des meilleurs exemples que l'on puisse citer à ce propos est celui du cheval dont les ancêtres possédaient sans aucun doute des doigts latéraux bien développés. Ces doigts encore reconnaissables chez l'embryon entrent en régression de bonne heure au cours de l'ontogénie et ne sont plus représentés chez l'adulte que par de courts stylets cachés sous la peau et sans rôle locomoteur. Dans quelques cas cependant ils se développent, et, l'extrémité du cheval devenue tridactyle reproduit plus ou moins parfaitement celle d'un ancêtre disparu.

F.-X. Lesbre admet que ce développement anormal des métapodes latéraux

§ 3. — LE MÉCANISME D'ÉTABLISSEMENT POSSIBLE DES CARACTÈRES QUI DÉFINISSENT LES TYPES D'ORGANISATION

α. — LA NATURE DES VARIATIONS SUSCEPTIBLES

D'AVOIR PRÉSIDÉ A LA GENÈSE DES CARACTÈRES FONDAMENTAUX

De tout ce qui précède, des objections élevées contre le Mutationnisme, en tant qu'il voudrait s'appliquer à résoudre le problème de la constitution possible de ce que l'on peut appeler les types d'organisation, il résulte qu'on est conduit à ces conclusions :

1° Les variations qui ont présidé et président encore à la genèse des caractères qui définissent ces types doivent être, quant à leur mécanisme de production, de l'ordre des fluctuations telles que nous les avons définies (voir p. 83).

2° Les fluctuations dont il s'agit sont-elles brusques ou lentes ?

Toute variation ne peut être que brusque, puisque le moment où elle commence est nécessairement précédé d'un moment où elle n'était point encore, où la cause n'était point entrée en ligne. Il ne peut donc être question de variations lentes.

3° Les fluctuations dont il s'agit sont-elles de grande amplitude ou de faible amplitude ? Il est de toute nécessité que les variations d'où résultent les caractères fondamentaux soient de très faible amplitude et non pas de grande amplitude comme celles que nous observons. Si elles étaient de grande amplitude, l'équilibre adaptatif serait de leur fait immédiatement rompu, la modification en résultant se

est dû à l'action d'une cause modifiant directement et d'emblée l'état constitutionnel. Peut-être pourrait-on généraliser cette explication à d'autres cas de retours ataviques.

trouvant immédiatement incompatible avec la vie de l'individu dans son milieu, ou, tout au moins, créant, au bout de peu de générations, un ensemble de conditions défavorables qui amèneraient la disparition rapide de la lignée. C'est en raison de leur faible amplitude que les variations qui sont à l'origine des caractères fondamentaux nous passent inaperçues.

On ne peut donc dire, d'après ceci, d'un caractère morphologique établi qu'il résulte de variations brusques ou lentes, mais on peut le concevoir comme s'étant établi brusquement à la suite de variations de grande amplitude ou lentement à la suite d'une succession de variations d'amplitude faible.

4° Peut-on concevoir que les fluctuations dont il s'agit soient des variations dans lesquelles le germen, c'est-à-dire le diamonoplasma, ce qui de la substance de l'organisme persiste à travers les générations, est immédiatement et profondément atteint?

Il ne le semble pas; car, des modifications profondes et immédiates du diamonoplasma ne peuvent que troubler à tous les égards l'harmonie adaptative; elles deviendraient par cela même des causes de destruction. Il paraît au contraire raisonnable d'admettre que, dans les fluctuations à la suite desquelles se sont établis les caractères fondamentaux qui définissent les types d'organisation, les causes modificatrices s'exerçant localement n'ont d'abord fait subir au diamonoplasma que des modifications légères qui s'y sont comme imprimées peu à peu et de plus en plus au cours des générations successives.

4° Y a-t-il continuité ou discontinuité dans l'évolution?

Il est incontestable que, puisque toute variation est brusque, il ne peut y avoir que discontinuité dans l'évolu-

tion, comme L. Dollo¹ a bien eu raison de le dire. Cependant, cette discontinuité réelle de l'Evolution donne l'apparence d'une continuité, de même que dans un dessin on peut rendre une teinte par un pointillé ou par des hachures. L'illusion est complète lorsqu'on observe le résultat obtenu à une certaine distance. Et l'éloignement dans le temps a sur nous le même effet que l'éloignement dans l'espace.

β. — L'ACTION DU MILIEU

Supposons un organisme présentant un ensemble de caractères morphologiques donnés, transporté dans certaines conditions nouvelles d'existence et de milieu, et cela, pour simplifier le problème, à un moment de sa vie où sa forme individuelle définitive n'est point encore réalisée complètement.

De deux choses l'une : ou ces conditions seront incompatibles avec son existence même, et il périra immédiatement ; ou elles seront telles qu'il pourra y survivre, et, il se développera alors suivant les nécessités que les conditions en question imposent.

Deux cas sont à considérer :

1° Celui où l'organisme subit passivement l'action du milieu.

2° Celui où, réagissant aux conditions nouvelles qu'il subit, il s'efforce tout d'abord, sous l'influence d'un besoin, de s'accommoder par son attitude, par la position donnée à certaines de ses parties somatiques aux circonstances qui lui sont imposées. Les dispositions physiologiques, d'abord transitoires qu'il affecte ainsi, peuvent devenir

1. L. Dollo : Les lois de l'Evolution. *Bull. de la Société belge de Géologie, de Paléontologie et d'Hydrologie*, 1893, vol. VII, pages 164-166, IV.

l'origine de dispositions morphologiques permanentes qui s'établissent suivant certains processus encore mal élucidés.

Premier cas. — Lorsqu'un polype se trouve placé au cours de sa croissance au voisinage d'un grand nombre de ses semblables, il prend peu à peu une forme polyédrique. Lorsque les circonstances ont obligé une Moule à se développer dans les régions élevées des rochers que la mer à chaque marée laisse longtemps à découvert, et, qu'elle a été contrainte de rechercher l'humidité et l'ombre dans les fentes les plus étroites de ces régions, elle prend de ce fait en se développant une forme anguleuse et tourmentée.

Dans ces cas, et dans tous les cas analogues, l'action du milieu est passivement subie par l'organisme; le caractère peut être regardé comme le résultat direct de cette action.

On doit rattacher aussi aux actions de cette catégorie les modifications indirectes que peuvent présenter par exemple les organes internes d'une Moule qui doit au fait de s'être développée dans un endroit restreint une forme de coquille anguleuse et tourmentée.

Deuxième cas. — Comme exemples de processus se rattachant à cette seconde catégorie, on peut citer ceux qui ont abouti à la constitution du siphon chez les Acéphales cavi-coles. Chez certains Acéphales dont le *Tapes* peut être un exemple, et qui vivent enfouis dans la vase ou dans le sable, l'extrémité orale dirigée vers le bas (céphalothétisme¹), on sait que les bords du manteau sont intimement soudés sur tout leur pourtour ne laissant libres que trois orifices : l'un situé au niveau de la région ventrale et céphalique, c'est l'orifice pédieux; deux autres placés dans la région

¹ 1. Voir Deuxième partie, Livre II.

proctodéale et prolongés par deux tubes plus ou moins longs, souvent garnis de papilles à leurs extrémités, auxquels on donne le nom de siphons. De plus, les branchies sont constituées par une cloison treillagée qui subdivise la cavité palléale en deux chambres : la chambre palléale proprement dite en rapport avec celui des siphons qui est le plus



Fig. 3. — Schéma destiné à faire comprendre le développement progressif des soudures palléales, de la subdivision de la cavité palléale et des siphons chez les Mollusques acéphales cavicoles. — A, Type non cavicole, primitif, à branchies foliées (Nucule) ou filamenteuses (Arche). — U, Type cavicole peu caractérisé, à branchies treillagées (Unio). — T, Type cavicole très différencié (Tapes ou Lutraire par exemple). — b, Bouche. — a, Anus. — P, orifice pédieux. — Les flèches indiquent le sens de la marche de l'eau à l'intérieur des cavités palléale et branchiale. L'acéphale de type primitif (A.) est pour la commodité de la démonstration placé en céphalothélisme, bien que ce ne soit pas son attitude physiologique.

rapproché de la face ventrale, la chambre branchiale en rapport avec le siphon qui est le plus rapproché de la face dorsale.

L'eau entre par le siphon ventral appelé pour cela inspireur, baigne la chambre palléale où s'ouvre la bouche, puis passant à travers les trêmes branchiaux pénètre dans

la chambre branchiale où s'ouvre l'anوس et ressort par le siphon dorsal appelé pour cela expirateur.

Chez les Mollusques de type primitif, les branchies foliées (Nucule) ou filamenteuses (Arche où Pecten) flottent dans une cavité non subdivisée et les bords du manteau sont libres suivant tout leur trajet.

A mesure que les Acéphales s'adaptent à la vie cavicole, qui est celle que mène le *Tapes*, on voit se compliquer l'appareil branchial, et, se constituer les siphons. Chez l'*Unio* par exemple, il existe déjà d'une part des branchies treillagées, d'autre part une chambre palléale et une chambre branchiale bien distinctes ; mais l'ouverture pédieuse et l'ouverture inspiratrice se confondent encore.

Toutefois, quand on observe une *Unio* dans son attitude la plus habituelle, c'est-à-dire en céphalothétisme, on constate que dans sa région postérieure les bords de son manteau qui sont là munis de papilles, s'écartent, se disposent de façon à constituer une sorte de court siphon inspireur physiologique transitoire, alors qu'ils sont au contraire coaptés dans toute la région ventrale ; il semble que l'on puisse admettre que cette disposition qu'affectent les bords du manteau chez l'*Unio* est l'ébauche de la disposition morphologique permanente qui caractérise les cavicoles plus évolués et que l'on voit nettement établie chez les Mutelles africaines et en particulier les *Chelidonopsis*, *Unio*-nidés voisins de ceux de nos contrées mais munis de véritables siphons (L. Germain) ¹.

Un processus très comparable s'observe chez les Poissons téléostéens.

1. L. Germain : Recherches sur la faune malacologique de l'Afrique équatoriale. *Arch. de Zoologie expérimentale et générale*, avril 1909. Première partie chapitre I^{er}.

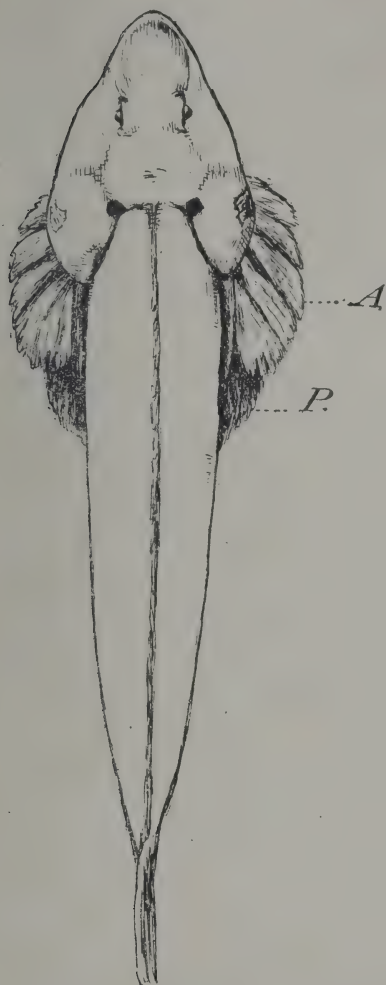


Fig. 4. — *Callionymus lyra*. L., au repos sur le sable. — P, Nageoire pectorale. — A, Nageoire abdominale. Les orifices expirateurs sont, sur un exemplaire de cette taille, situés à un centimètre environ en arrière des yeux. G. N. (*Bull. du Mus. d'Hist. nat.*).

Chez les nageurs ou chez ceux qui, benthoniques, vivent, comme le *Cottus*, sur des fonds rocheux, la fente operculaire est largement ouverte donnant accès à l'eau d'expiration par toute sa longueur. Chez ceux qui vivent enfouis, comme le *Callionyme*, cette même fente operculaire est fermée partout, sauf en arrière où il existe, au voisi-

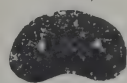


Fig. 5. — Schéma destiné à montrer la position relative de l'entonnoir buccal (en haut), des yeux (au milieu) et des orifices expirateurs (en bas) d'un *Callionyme* enfoui dans le sable. $\times 2$. (*Bull. du Mus. d'Hist. nat.*).

nage de la nuque, une manière de court siphon expirateur.

Les Pleuronectes forment à cet égard une transition entre les uns et les autres. La fente operculaire des Plies par exemple est libre sur tout son trajet, mais ses bords se disposent au moment de l'expiration de façon à constituer au voisinage de la nuque un petit orifice expirateur, l'opercule restant partout ailleurs appliqué à l'arc scapulaire¹.

Dans le cas de l'Unio, comme dans celui de la Plie, nous sommes en présence d'une disposition physiologique transitoire, ébauche probable de la disposition morphologique permanente qui caractérise d'une part le Tapes et les Mutelles parmi les Mollusques, et d'autre part le Callionyme parmi les Poissons.

Les causes qui, dans ces cas, produisent les variations agissent indirectement sur l'organisme par l'intermédiaire d'un effort permanent déterminé par un besoin qui est celui d'une régularisation du cours liquide sans lequel l'ensablement de l'appareil respiratoire s'établirait. C'est ce que l'on pourrait appeler en langage finaliste une défense de l'organisme.

Comment une disposition physiologique transitoire peut se muer en une disposition morphologique permanente, est, en dépit de la conception de l'excitation fonctionnelle de W. Roux, un problème irrésolu.

γ. — LA FIXATION DES CARACTÈRES L'HÉRÉDITÉ CONSERVATRICE

Les descendants d'animaux modifiés à la suite d'actions de la première catégorie ayant porté sur l'ensemble ou sur une partie quelconque de leur corp reprendraient sans

1. Voir R. Anthony : Contribution à l'étude de l'éthologie et des caractères morphologiques du *Callionymus lyra* Linn. *Bull. Mus. d'Hist. nat.*, n° 4, 1915.

doute la forme habituelle de leur groupe, s'ils ne se trouvaient pas exactement soumis aux mêmes conditions que celles auxquelles leurs ascendants immédiats ont été astreints.

Mais, si, pendant un grand nombre de générations, les conditions qui ont déterminé la fluctuation initiale se produisent toujours identiquement à elles-mêmes, ces conditions entraîneront aussi toujours les mêmes fluctuations; et, l'on peut raisonnablement supposer qu'en raison des modifications que le diamonoplasma doit subir les caractères résultant de ces fluctuations peuvent à la longue finir par apparaître chez l'individu avant même que celui-ci ait été soumis aux causes qui habituellement les produisent et lors même que ces causes n'interviendraient pas. On dit alors que le caractère nouveau est fixé.

Pour s'exprimer plus commodément et éviter de longues et alourdissantes périphrases, on désigne sous le nom d'hérédité, ce mécanisme que nous ignorons et suivant lequel, à la suite d'une longue série de fluctuations semblables et de même sens un caractère se fixe chez l'individu. Cette expression, toute vicieuse qu'elle soit, n'est pas plus condamnable en somme et ne doit pas plus nous choquer, au cours d'un exposé, que celle de pesanteur que sont bien contraints d'employer à tous moments les physiciens sans pouvoir l'analyser davantage.

Il faut reconnaître que l'explication du mécanisme de l'hérédité conservatrice est le desideratum de toutes les doctrines scientifiques de la Biologie qui se rattachent au Lamarckisme. Mais, il est juste de faire remarquer que les mutationnistes qui font de l'hérédité conservatrice le principe même de leur théorie sont aussi peu capables que les lamarckiens d'en donner une explication. La concep-

tion de chose vivante que j'ai exposée au début de ce livre me paraît indiquer, au moins en quelque mesure, la voie première à suivre pour essayer d'apporter quelque lumière sur ce point¹.

La question de l'hérédité des caractères acquis peut paraître maintenant moins obscure. S'il est vraiment nécessaire qu'une longue suite de fluctuations de faible amplitude se produisent pour que la modification du diamonoplasma puisse aboutir à rendre possible la transmission héréditaire, la présence et la transmissibilité constante d'un certain nombre de caractères dont l'origine paraît bien devoir être rapportée à l'action locale de facteurs extérieurs s'expliquent sans difficulté, tel est par exemple le cas des callosités cutanées.

Les Chameaux présentent la particularité d'avoir des callosités en tous les points du corps qui se trouvent en contact avec le sol et subissent sa pression lorsqu'ils s'accroupissent ou se couchent. Il semble difficile de ne pas considérer ces callosités comme en rapport avec l'irritation continuelle que subissent les régions où elles se trouvent, et, cela d'autant plus qu'elles s'accroissent avec l'âge ; telle était d'ailleurs, déjà au XVIII^e siècle, l'opinion de Buffon. La plus importante de ces callosités est celle qui se trouve à la base du sternum au niveau de l'avant-dernière sternèbre. Or, la callosité sternale du Chameau, et c'est encore Buffon qui signala le premier ce fait sur lequel Cattaneo est revenu

1. Avec le problème du mécanisme de l'hérédité conservatrice, il ne faut pas confondre celui du mécanisme de l'hérédité modificatrice (hérédovariations). C'est ce problème que traitent les mendéliens, les généticiens ; et ils ont abouti en ce qui le concerne à une théorie qui présente, à la vérité, tous les caractères qu'une bonne théorie doit avoir. Nous n'avons point ici à parler de cette théorie ; qu'il suffise d'observer qu'elle n'a en principe rien d'incompatible avec la conception que nous proposons du mode possible d'établissement des caractères fondamentaux.

ensuite, est héréditaire ; les jeunes chameaux la présentent déjà à l'intérieur de l'utérus de leur mère.

De même, l'Autruche possède à la région sternale, ainsi qu'à la région antérieure des pubis, des callosités comparables à celles du chameau. Au niveau de ces callosités les papilles sont hypertrophiées et l'épiderme est le siège d'une kératinisation active. Ce sont là les véritables caractères

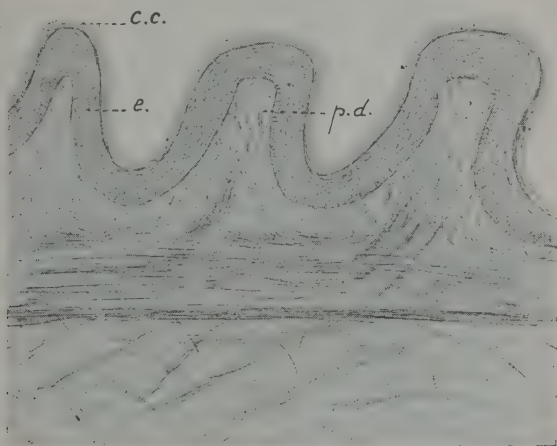


Fig. 6. — Coupe perpendiculaire de la peau d'une Autruche à l'éclosion, au niveau de la callosité sternale (Coll. Anat. comp. n° 1904-225). — *p. d.*, papille dermique. — *e.*, épithélium. — *c. c.*, couche cornée.

d'une irritation chronique de la peau ; et, on les constate chez la jeune Autruche dès au sortir de l'œuf (voir fig. 6).

De ces callosités il faudrait rapprocher aussi celles qui existent au niveau des ischions (voir fig. 7) chez les Singes du groupe des Cercopithécidés. On les constate également chez le fœtus ; et, il en est de même encore des épaisissements cutanés de la paume de la main et de la plante du pied.

1. J.-E. Duerden a donné dans l'*American naturalist*, n° 633, 1920, une très remarquable discussion du cas des callosités cutanées de l'Autruche.

L'embarras manifeste des explications des mutationnistes¹, lorsque, pour mettre ces faits d'accord avec leur théorie, ils essaient de les rattacher à l'action de quelque cause actuelle, dispense d'insister sur leur portée et sur leur valeur.



Fig. 7. — *Cynocephalus porcarius* Bodd. Fœtus femelle, voisin du terme (Coll. Anat. comp. n° 1921-124. — Mission ROHAN-CHABOT) $\frac{2}{3}$ de G. N. Pour montrer le développement des callosités fessières avant la naissance.

De ces cas peut aussi être rapproché celui que rapporte Hyatt de ces coquilles de Céphalopodes qui présentent, déjà à l'état jeune et avant tout enroulement, la gouttière dorsale qui, au cours du développement ultérieur, se produit

1. L. Cuénot : *Loco citato*, pages 185 et 186, et, deuxième édition, page 342.

par le fait du contact et de la pression réciproque des tours de spire¹.

L'hypothèse de la fixation héréditaire des résultats des fluctuations de faible amplitude permet d'expliquer également la possibilité plus grande de transmission des caractères indirectement acquis.

On peut en effet, comme nous l'avons vu, distinguer des modifications résultant directement d'une action extérieure les caractères indirectement acquis.

L'absence de queue chez une Souris à qui on vient de la couper, l'absence des deux membres antérieurs chez un chien que l'on vient d'amputer sont des caractères directement acquis.

Par contre, les modifications des membres postérieurs consécutives, chez un Chien, à l'amputation précoce des deux membres antérieurs (Expériences de Fuld²), l'allongement et le surbaissement du crâne chez ce même animal s'établissant après l'ablation des dents pratiquée au fur et à mesure de leur apparition (Expériences de R. Anthony³) sont des caractères indirectement acquis, la modification directe étant dans le premier cas l'absence des membres antérieurs, dans le second l'absence de dents. Le Dantec s'est longuement étendu sur cette distinction; sans que je m'y arrête davantage, chacun comprendra aisément la grosse et évidente différence que je veux faire saisir ici.

Les caractères indirectement acquis, et tous ceux qui résultent d'une réaction de l'organisme sous l'influence

1. On trouvera l'exposé complet de cette question in E.-D. Cope: *The primary factors of Organic Evolution*. Chicago, 1904, pages 405 à 422.

2. Fuld: *Ueber Veränderungen der Hinterbeinknochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine*. *Arch. f. Entwickl.*, 1901.

3. R. Anthony: Les conséquences morphologiques de l'absence de dents chez les Mammifères. *Journ. de l'Anatomie et de la Physiologie*, Mars-Avril 1914.

d'un besoin font nécessairement partie de cette catégorie, paraissent à priori avoir de grandes chances de se transmettre, et, cela se comprend aisément, puisque si la modification directe s'est établie brusquement la modification indirecte qui en est la conséquence n'a pu s'établir que peu à peu, après une modification de l'état constitutionnel.

Je me suis efforcé pendant plusieurs années, à la Station physiologique du Collège de France, d'obtenir cette transmission. Renouvelant des expériences déjà pratiquées sur le chien¹, j'amputai, aussitôt que possible après leur naissance, des rats de leur membres antérieurs. Ces animaux ainsi mutilés progressaient par sauts d'une façon très analogue à celle des Kanguroos et des Gerboises prenant un point d'appui complémentaire sur l'extrémité de leur queue. A la suite de ce mode de locomotion spécial, des modifications importantes d'abord de la queue qui augmente de diamètre en se raccourcissant, ensuite du squelette et des muscles des membres postérieurs se produisent.

Ce n'est évidemment pas l'absence ou même une diminution de volume des membres antérieurs que l'on peut espérer transmettre aux descendants. Ce qu'il serait peut-être possible de rendre héréditaire, c'est le caractère lentement acquis à la suite d'amputations successives sur un grand nombre de générations, en un mot la modification des membres postérieurs et de la queue consécutive à l'ablation des membres antérieurs.

En raison de la brièveté de la vie humaine, il serait présomptueux sans doute d'espérer pouvoir constater jamais de résultat suffisamment net pour être décisif, mais c'est

1. Voir Fuld, *loco citato*.

là, il me semble, le seul esprit dans lequel il convient de tenter l'expérience. Elle a d'ailleurs peu de chances d'être plus démonstrative que certains faits que nous pouvons observer, véritables expériences que la nature qui dispose d'un temps plus long que le nôtre a en quelque sorte réalisées sous nos yeux.

Nous comprenons aussi avec cette hypothèse pourquoi les modifications morphologiques résultant d'une fluctuation provoquée et par conséquent brutale, le plus souvent aussi de grande amplitude, ne sont généralement pas transmissibles en dehors des conditions qui les ont produites, en même temps que nous concevons la stérilité et le caractère intempestif des efforts de ceux qui s'obstinent à expérimenter dans cette voie en vue de défendre ou d'attaquer les conceptions lamarckiennes.

Mais, on observe cependant, comme nous l'avons vu plus haut, que par exception certains caractères acquis sont immédiatement héréditaires. Nous en comprenons aussi la raison. Ce sont précisément ceux qui proviennent d'actions modifiant profondément et d'emblée l'état constitutionnel. La question peut ainsi se résumer:

Si un caractère acquis est transmis, c'est parce que l'état constitutionnel de l'organisme s'est, du fait de l'action locale, trouvé sensiblement modifié d'emblée.

Si d'autre part un caractère acquis n'est pas héréditaire, ce n'est pas une défaite pour les Lamarckiens, puisque, par définition, les conditions de l'expérience sont le plus souvent toutes différentes de celles réalisées dans la nature.

§ 4. — VUE D'ENSEMBLE SUR LES DIVERS MODES DE VARIATION POSSIBLES

Les organismes sont donc susceptibles de varier suivant deux grands processus.

1° Par le simple fait de la fécondation, et nous désignons sous le nom d'*héredo-variations* toutes les variations de cette première catégorie dont les résultats se ramènent d'ailleurs en dernière analyse à l'action des facteurs extérieurs.

2° Sous l'influence de causes extérieures, et nous désignons sous le nom de *fluctuations* l'ensemble des variations de cette seconde catégorie.

Les caractères qui résultent de l'intervention des causes extérieures (fluctuations) peuvent être à leur tour subdivisés en deux groupes.

A. — Ceux qui sont le résultat d'une réaction physiologique de l'organisme en face de l'action du milieu extérieur ; ce sont par conséquent des conséquences indirectes de cette action.

B. — Ceux qui sont le résultat d'une action passivement subie ; ceux-ci peuvent également se subdiviser en :

a. Caractères qui sont la conséquence directe de l'action.

b. Caractères qui sont la conséquence indirecte de l'action.

Il semble que seules peuvent jouer un rôle au point de vue de la constitution des types d'organisation les fluctuations dont l'amplitude est suffisamment faible pour ne pas amener immédiatement une inadaptation relative qui entraînerait plus ou moins rapidement la destruction de l'individu ou de ses descendants.

En résumé, on peut dire que tout se passe comme si le milieu modelait au sens propre du mot les organismes, comme si les formes animales étaient bien le résultat de l'action des agents extérieurs, des attitudes, du fonctionnement des organes, et en particulier des muscles.

C'est sous l'action de telles causes provoquant des fluctuations nécessairement brusques, mais de très faible amplitude et incessantes, dont les résultats morphologiques se fixant peu à peu, en raison d'une lente modification du plasma germinatif, c'est-à-dire du diamonoplasma, se transmettraient à travers les générations successives s'ils ne sont pas incompatibles avec la vie et a fortiori s'ils en favorisent l'exercice, que se constituèrent, semble-t-il, les types d'organisation que nous avons sous les yeux, et, que nous constatons être adaptés aux conditions spéciales de leur vie dans leur milieu.

Il ne semble pas que l'application du postulat causal aux données de l'observation et de l'expérience puisse conduire à une autre interprétation.

Je me suis borné à exposer très brièvement ici le système d'hypothèses¹ qui paraît à mes yeux le plus susceptible de rendre compte des faits que l'on constate. La question comporterait évidemment un développement beaucoup plus abondant, mais je me suis efforcé d'alléger ce premier livre de tout ce qui, sans avantage appréciable, n'eut fait qu'obscurcir mon sujet.

1. J'en avais donné en 1917, comme je l'ai déjà dit, un exposé succinct. Voir R. Anthony : *La Force et le Droit. Le prétendu droit biologique. Bibliothèque de Philosophie contemporaine*. Paris, F. Alcan, 1917, page 147, note.

TABLEAU RÉSUMANT L'ORIGINE POSSIBLE DES DIVERS CARACTÈRES
MORPHOLOGIQUES DE L'INDIVIDU

I. Caractères hérités des géniteurs.		
II. Caractères résultant de variations.	A. Caractères résultant d'une réaction physiologique de l'organisme en face de l'action.	
	1. Caractères résultant de fluctuations.	2. Caractères résultant d'une action passivement subie.
	α. Caractères qui sont la conséquence directe de l'action. 1. Caractères résultant d'une action originelle ayant modifié lentement l'état constitutionnel.	β. Caractères qui sont la conséquence indirecte de l'action. 2. Caractères résultant d'une action ayant modifié d'emblée l'état constitutionnel.
	Résultats des fluctuations des mutationnistes.	Résultats des mutations des mutationnistes.
	Seuls ces résultats de variations paraissent pouvoir contribuer à la constitution des types d'organisation.	

LIVRE II

LES FACTEURS ET LES PROCESSUS MORPHOGÉNIQUES

CHAPITRE VII

DÉFINITION DES FACTEURS MORPHOGÉNIQUES

J'entends par facteurs morphogéniques les causes déterminantes possibles des caractères.

Est-il besoin d'observer que la logique impose que ces causes soient d'origine extérieure ; il est en effet contraire à la définition même de la cause de supposer des causes internes. Si l'apparition de certains caractères qui ne semblent point au surplus, et comme il a été dit, pouvoir contribuer à définir ce que l'on peut appeler les types d'organisation semble résulter de la seule amphimixie, il n'en est pas moins vrai que ces caractères ne sont que des modifications d'autres caractères à l'origine desquels on doit reconnaître qu'il a existé des facteurs extérieurs aussi. Et ne sont-ce pas aussi des causes extérieures qui déterminent, guident et règlent les croisements dont des modifications de caractères peuvent résulter ?

Lorsque l'on considère dans leur ensemble les caractères morphologiques que l'on peut appeler caractères fondamentaux c'est-à-dire les caractères qui présentent la plus grande généralité, on en vient à penser que tout se passe

comme s'ils étaient le résultat de l'action de facteurs mécaniques s'exerçant, soit d'emblée, soit après un enchaînement plus ou moins long de processus. Les géologues qui, se basant sur les phénomènes qu'ils constatent, et dont ils voient le mécanisme de production, essayent d'expliquer, en supposant l'intervention de causes passées identiques à celles dont ils observent le jeu présent, le relief des montagnes et le creusement des vallées ne raisonnent pas en somme d'une façon différente de celle des biologistes de l'Ecole de Lamarck.

L'étude des faits de la morphologie doit en somme être considérée comme celle des résultats acquis de l'action sur les corps vivants des facteurs extérieurs auxquels on peut par conséquent et à cet égard donner le nom de facteurs morphogéniques.

CHAPITRE VIII

MODE D'ACTION GÉNÉRAL DES FACTEURS MORPHOGÉNIQUES

§ 1. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Pas plus que les corps bruts, les corps vivants ne sauraient être envisagés comme pouvant échapper aux lois universelles de la Physique dans le sens le plus large de ce terme.

Un animal aussi bien qu'une pierre est soumis à la pesanteur, un tissu organique, aussi bien qu'un fragment de métal subira des modifications à la suite de l'action d'un acide.

Pour pouvoir bien comprendre l'action des facteurs mécaniques, physiques ou chimiques sur les corps, qu'ils soient bruts ou vivants, il faut à la fois tenir compte de la nature de l'action qui s'exerce et de la nature du corps qui subit.

En ce qui concerne la nature de l'action, n'est-il pas superflu de faire remarquer que, sur le même corps, deux actions différentes produiront des modifications différentes ?

En ce qui concerne la nature du corps, chacun sait aussi que le même coup de marteau produira une dépression sur un bloc de glaise, brisera et broiera un morceau de sucre, ne modifiera nullement, apparemment du moins, un bloc

de fer. Il est évident qu'il n'y a pas là qu'une simple question de degré de résistance, mais bien aussi une question de spécificité dans la façon de subir. Il est d'ailleurs le plus souvent facile de séparer les deux choses : le degré de résistance paraît à peu près seul entrer en ligne dans l'exemple suivant : si l'on fait glisser une corde le long d'un bloc de craie, au bout de peu de temps on verra une rigole se creuser à la surface du bloc. Il faudra un temps beaucoup plus long pour obtenir le même résultat sur un bloc de marbre, plus long encore sur un bloc de granite.

La spécificité dans la façon de subir s'accuse en même temps que le degré de résistance lorsque l'on compare les résultats de l'action de cette même corde sur un bloc de glaise et sur un bloc de marbre. Dans le premier cas, la rigole se produit immédiatement et par déplacement de la matière qui reste en continuité, dans le second elle se produit seulement au bout d'un certain temps, par usure et désagrégation.

Cette comparaison grossière peut nous aider à comprendre ce qui se passe lorsqu'un organisme ou un organe vivant est soumis à l'action d'un facteur donné.

Il est évident qu'une compression et un frottement ne produiront pas sur un organe donné le même résultat ; ni qu'un os et un muscle, en raison même de leur constitution propre, ne subiront de la même façon l'action d'un même facteur.

Mais, en raison du mode particulier d'existence des choses vivantes, on doit tenir compte, en ce qui concerne un organisme, comme en ce qui concerne une de ses parties, non seulement de son degré de résistance propre et de sa façon particulière de subir, mais aussi de son état de plasticité au moment où le facteur agit.

Si l'on envisage d'une part une action mécanique déterminée, modérée et agissant lentement, et, d'autre part un organe donné, les modifications morphologiques résultant de cette action varieront suivant, d'une part, ce que nous pouvons appeler l'état de plasticité présenté par l'organe, suivant, d'autre part, le temps pendant lequel l'action s'exercera.

Ce que nous pouvons appeler le degré de plasticité d'un organe est en rapport inverse de ce que nous pouvons appeler aussi l'état de staticité de l'individu dont il fait partie, ou mieux encore de son état de staticité propre, si l'on donne au mot statique son sens étymologique. Les modifications osseuses du fait de l'action des muscles comme celles qui aboutissent à la platycnémie¹ ou à la platymérie² chez l'homme s'établissent pendant la période de croissance, et, si les facteurs qui les déterminent intervenaient seulement à l'âge adulte, période de repos relatif de l'organisme et que l'on peut regarder comme son état statique par excellence, sans doute ne se produiraient-elles pas.

Une pression modérée mais continue exercée sur le crâne encore peu résistant et en voie de développement d'un enfant nouveau-né en peut modifier sensiblement et pour toujours la forme (déformations craniennes artificielles en usage chez certaines peuplades) ; la même pression exercée sur le crâne d'un adulte ne lui fera subir au contraire aucune déformation susceptible d'être appréciée. Certains tissus paraissent d'ailleurs avoir la propriété de conserver une plasticité considérable et sensiblement identique pen-

1. Voir L. Manouvrier : *Mémoire sur la Platycnémie chez l'Homme et les Anthropoïdes. Mémoires de la Société d'Anthropologie*, 2^e série, t. III, 1887.

2. Voir L. Manouvrier : *La Platymérie. Congrès international d'Anthropologie préhistorique*. Paris, 1889.

dant toute la vie individuelle, les muscles par exemple sont dans ce cas : dans un corps sain, ils augmentent de volume sous l'influence de l'usage presque à n'importe quel moment de la vie.

La plasticité est liée aux périodes pendant lesquelles l'organisme individuel se modifie en conséquence du fonctionnement même ; elle est surtout marquée pendant la période de constitution ou de développement ; presque nulle pour la plupart des tissus et des organes à l'âge adulte, elle reparait à un plus faible degré et présentant une signification tout autre dans la vieillesse sous l'influence de processus spéciaux à cette période de la vie, du travail que déterminent le développement général du tissu fibreux aux dépens de ce que l'on appelle les tissus nobles, la calcification de certaines parties cartilagineuses ou même fibreuses.

Les modifications que subissent sous l'influence de certains facteurs mécaniques, la mâchoire (voy. fig. 8), et, peut-être, le col du fémur chez les vieillards¹ ne sont possibles qu'en raison de cette sorte de regain de plasticité de leur tissu osseux au moment de la décrépitude.

La plasticité générale d'un organisme peut être considérée comme la somme des plasticités particulières des différents organes qui le constituent. Mais qu'est-ce en somme que cette plasticité ?

Dire qu'elle est une propriété que la matière vivante pos-

1. L'augmentation de l'angle de la mâchoire est due à l'absence de dents. Elle se produit sans doute, quel que soit l'âge, si cette condition est réalisée.

Rodet (*Th. Doct. en Médecine*, Paris 1884), Humphry, Cruveilhier admettent que chez le vieillard l'angle du col et du corps fémoral se réduit légèrement. A. Charpy (*Le col du fémur. Bull. Soc. Anthropol. de Lyon*, 4 déc. 1884) qui a examiné à ce propos 18 vieillards de 60 à 100 ans estime qu'au cours de la vieillesse il ne se produit aucune diminution de l'angle du col fémoral. On pourrait à la vérité objecter aussi bien à Rodet qu'à Charpy, que leurs observations sont peut-être trop peu nombreuses, étant données les grandes variations individuelles de la valeur de l'angle du col fémoral, pour permettre des conclusions définitives. La question reste donc encore irrésolue.

sède d'abord et qu'elle perd progressivement à mesure que l'organisme se rapproche de l'âge adulte pour, en quelque manière, reparaitre plus tard, ne peut être considéré que comme une explication verbale.

Pendant la période de construction de l'organisme indi-

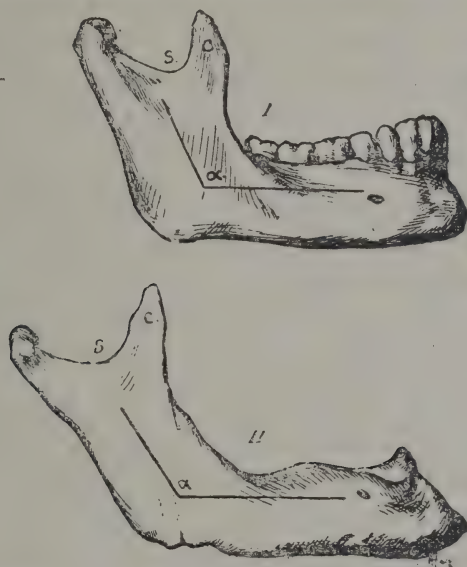


Fig. 8. — Modifications subies par la mandibule chez les vieillards à la suite de la perte totale des dents. — I. Mandibule d'Homme adulte. — II. Mandibule de vieillard (Résorption des alvéoles — Augmentation de l'angle mandibulaire, α — Accentuation du menton — Elargissement de l'échancrure sigmoïde, s — Changement de direction de l'apophyse coronoïde, c .) $\frac{1}{2}$ de G. N.

viduel (développement au sens le plus large du mot), les parties qui se constituent ne sauraient nécessairement le faire à l'encontre des lois physiques ; lorsqu'au contraire l'individu est constitué, une action violente peut évidemment le blesser ou le détruire, mais des actions faibles et continues ne le modifieront pas ou le modifieront seulement dans une plus faible mesure.

Si l'on s'en tient à la considération d'un facteur méca-

nique, on peut dire que, pour obtenir le même résultat morphologique, il devra exercer son action durant un temps d'autant plus long que l'individu ou l'organe qui la subit est à une période plus statique de son évolution propre.

En théorie, on peut en effet admettre qu'un facteur morphogénique d'action suffisante, s'exerçant sur un organisme ou un organe, produit toujours une modification quelconque, faible ou forte, quel que soit le moment où il entre en action, et quelle que soit aussi la durée de cette action, et, l'on peut penser que si la modification nous est souvent imperceptible c'est qu'elle est trop faible pour nos sens.

S'il y avait pour les êtres vivants un état de repos, d'équilibre absolu (mais ce ne serait plus alors des êtres vivants), l'organisme dans cet état se comporterait vis-à-vis des facteurs extérieurs exactement comme le font les corps bruts.

Cependant, en ce qui concerne ces derniers, lorsque sous l'influence de causes extérieures ayant agi, une certaine quantité d'énergie se trouve emmagasinée en eux, la considération de plasticité peut également intervenir. Supposons, en effet, une masse de cire passant de l'état de fusion à l'état solide par voie de refroidissement progressif ; pour peu que la masse soit encore molle, obéissant à l'action de la pesanteur, elle présentera, après solidification, une forme qui sera en grande partie déterminée par l'orientation du plan qui la supporte ; une pression faible à sa surface pourra de même y laisser une empreinte qui se constatera encore, la masse une fois solidifiée.

Mais, si l'on attend le refroidissement complet, on ne pourra modifier par aucun changement de position du plan sustentateur la forme de la masse de cire ; la même pression exercée à sa surface ne déterminera aucune empreinte appréciable.

Toutes choses égales d'ailleurs, une pression agit sur un organe en voie de développement comme sur un bloc de cire encore molle, c'est-à-dire que l'organe cède à la pression suivant la modalité qu'imposent les lois de son développement particulier ¹.

§ 2. — EXPOSÉ DU MODE D'ACTION DE QUELQUES FACTEURS

Soient d'abord des facteurs de l'ordre le plus simple et le plus général.

1° *L'aplatissement sur les surfaces libres.*

On sait que sur les surfaces libres, les cellules endothéliales de revêtement tendent à prendre une forme large et aplatie.

C'est à ce même processus qu'il convient d'attribuer, au moins en partie (car si le substratum est horizontal le facteur pression intervient aussi), l'aplatissement des nombreux organismes qui vivent sur des surfaces dont ils ne s'écartent pas ou dont ils ne s'écartent guère. C'est également à lui que paraît se rattacher la production d'une facette plane à la région supérieure du globe oculaire des poissons qui vivent enfouis dans le sable comme les Pleuronectes et les Callionymes. La surface libre est ici réalisée par l'intersection de la couche liquide et du sable qui constitue le fond.

Enfin, l'aplatissement de la face dorsale de l'*Anableps*,

1. On reproche quelquefois aux néolamarckiens de considérer les organismes comme s'ils étaient faits de cire molle, subissant comme une cire molle l'action des causes mécaniques. Choisir ici cette comparaison montre que l'on n'a point peur de ce reproche. Et j'espère que la suite de cet ouvrage montrera au lecteur que nulle comparaison n'est en effet mieux fondée, toutes réserves faites quant à la valeur des comparaisons en général.

Cyprinodonte originaire de l'Amérique du Sud et de l'Amérique centrale, qui nage à la surface des eaux et qui possède, comme l'on sait, un œil divisé en deux parties, l'une répondant à la vision aquatique et l'autre à la vision aérienne, peut être attribuée à ce même mécanisme. La surface libre est ici l'intersection de la couche liquide et de la couche aérienne (voy. fig. 9).

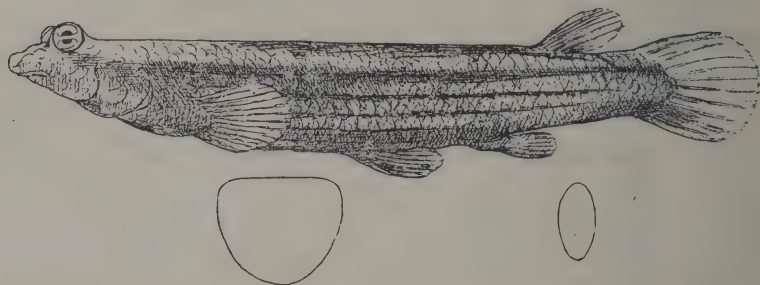


Fig. 9. — *Anableps tetraphthalmus* Bloch. Au dessous, coupes transversales du corps en arrière des nageoires pectorales et en arrière de la nageoire dorsale (Coll. Ichthyol. Mus. d'Hist. nat. n° 03.243). $\frac{1}{9}$ de G. N.

L'action qui se manifeste dans ces cas semble pouvoir être comparée à celle bien connue de la tension superficielle.

2° *Le rôle morphogénique de la pression dans la constitution des organismes.*

α. — PRESSIONS CENTRALES ET PRESSIONS PÉRIPHÉRIQUES

On peut admettre que tout organisme exerce, à certains moments du moins de son existence individuelle, c'est-à-dire pendant sa période de croissance, autour de lui, un ensemble de pressions qu'on peut désigner, étant donnée leur origine, sous le nom de pressions centrales.

Ces pressions traduisent le développement et la crois-

sance ; elles sont d'autant plus considérables que ceux-ci sont plus actifs.

Il convient de rechercher quels sont les facteurs qui *dirigent* la croissance dans tel sens plutôt que dans tel autre, quelles sont les causes qui font que les pressions centrales produisent dans certains cas des croissances en surface, dans d'autres cas des croissances en hauteur.

Dans les cas simples, il semble que le mode particulier de croissance déterminé par les pressions centrales soit tout d'abord sous la dépendance de la résistance relative des parois limitantes du corps qui croît.

Si nous supposons en effet un corps de forme cubique reposant sur le sol par une de ses faces, si ses parois verticales sont plus résistantes que sa paroi horizontale supérieure, une pression s'exerçant à l'intérieur de ce corps déterminera une surélévation, une voussure, finalement une rupture même de cette dernière paroi. Dans de telles conditions la pression tendra à déterminer une croissance du corps en hauteur.

Si ce sont au contraire les parois verticales qui sont les moins résistantes, sous l'influence des pressions centrales le corps tendra à s'étaler en surface.

Mais, la résistance relative des parois n'est pas le seul facteur qui intervienne dans la détermination du mode de croissance des corps, il faut aussi tenir compte des pressions périphériques.

Par exemple, si sur un corps cubique posé à terre et dont la paroi la moins résistante est la supérieure s'exerce une forte pression verticale, on peut concevoir que l'action des pressions centrales étant annihilée dans le sens vertical deviendra susceptible de déterminer une croissance du corps dans le plan horizontal, et, cela, en dépit de la

plus grande résistance des parois perpendiculaires au sol.

A qui veut examiner les conséquences de l'action de pressions périphériques sur la morphologie des organismes, il est avantageux d'éliminer, par hypothèse préalable, des données du problème toute considération relative à la résistance des parois limitantes.

β. — L'ÉGALITÉ DES PRESSIONS PÉRIPHÉRIQUES

Une célèbre expérience de Plateau montre que si on introduit au sein d'un liquide en repos une goutte d'un autre liquide de même densité, cette goutte ainsi soustraite à l'influence de la pesanteur restera d'une part immobile et suspendue et prendra d'autre part une forme régulièrement sphérique qui est aussi celle que prend du même fait dans l'air une bulle de savon. Cette forme sphérique est évidemment due à l'égalité de toutes les pressions périphériques, à l'égalité aussi de toutes les pressions centrales, les unes faisant équilibre aux autres.

Lorsqu'un corps vivant de consistance homogène qui habite un milieu liquide dont la densité est sensiblement égale à la sienne, n'y possède pas de mouvements propres, il tend à prendre aussi, si ses parois sont partout également résistantes, une forme sphérique qui paraît pouvoir être considérée comme étant en rapport avec l'état d'équilibre des pressions périphériques à sa surface et des pressions centrales qu'il exerce autour de lui. Les œufs pélagiques des Poissons téléostéens (voy. fig. 10) qui, vraisemblablement, doivent aussi à d'autres facteurs leur forme sphérique originelle la conservent sans doute du fait des conditions dont il vient d'être parlé, ce que les œufs démersaux font souvent, mais non pas toujours (les *Gobius* par

exemple ont des œufs de forme allongée, et, ceci tient probablement à ce qu'ils sont fixés par leur pôle inférieur). La forme sphérique est celle vers laquelle tendent en général tous les organismes du plankton si l'on conserve à ce terme un sens strict et restreint¹.

On la constate également, du moins à l'état de tendance, chez certains organismes aquatiques qui, à rigoureusement parler, sont nectoniques, mais dont la progression ne se fait pas dans un sens déterminé, étant susceptibles de se mouvoir dans toutes les directions de l'espace et se trouvant ainsi de ce fait également soustraits à l'influence de la pesanteur, les Cydippes par exemple dans le groupe des Cténophores, et certains Hydrachnides dans celui des Arthropodes, pour se borner à ces seuls exemples.

S'il existait dans l'atmosphère des organismes comparables au point de vue de leur genre de vie à ceux que l'on vient de citer pour le milieu aquatique, ils présenteraient également la forme sphérique que l'Homme réalise d'ailleurs dans les ballons non dirigeables qu'il construit. Ces organismes seraient seulement (on peut logiquement le supposer) de dimensions beaucoup plus considérables que celles des organismes du milieu aquatique, en raison de la faiblesse des pressions périphériques qu'exerce le milieu gazeux.

On peut admettre en somme que l'égalité des pressions

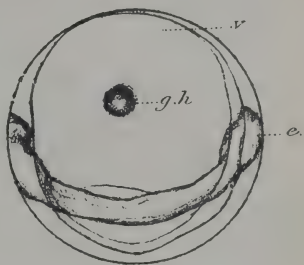


Fig. 40. — Œuf pélagique de Turbot (*Rhombus maximus* L.), au 4^e jour de l'incubation. (Elevage du Turbot au laboratoire maritime de Saint-Vaast-la-Hougue). — e. Embryon. — v. Vitellus. — g. h. Globule huileux. $\times 33$.

1. Voir livre II, Deuxième partie.

périphériques et leur équilibre avec les pressions centrales est le facteur qui entraîne l'établissement de la forme sphérique, la cause qui détermine la symétrie par rapport à un point.

γ. — L'INÉGALITÉ DES PRESSIONS PÉRIPHÉRIQUES.

Si la densité de l'organisme et celle du milieu sont différentes, il en résulte une rupture de l'équilibre des pressions périphériques dans le sens vertical.

Si par exemple la densité d'un organisme aquatique est supérieure à celle de son milieu, cet organisme tendra à tomber sur le fond. Si elle lui est inférieure il se produira exactement le contraire : l'organisme tendra à flotter.

Parmi les formes vivant sur le fond les unes sont dressées, les autres aplaties. Les premières paraissent surtout en rapport avec la prédominance de l'action des pressions d'origine centrale agissant verticalement de bas en haut, leur intervention ayant commencé de se manifester à une date postérieure à celle du contact avec le substratum. Les secondes paraissent en rapport en partie, comme nous l'avons vu, avec le fait qu'elles vivent sur des surfaces, en partie aussi avec la prédominance des pressions périphériques agissant de haut en bas. Ici, ces deux influences viennent évidemment s'ajouter l'une à l'autre ; et, il convient de ne pas négliger la première au profit de la seconde, puisque les formes qui vivent sur des plans d'une orientation quelconque paraissent souvent aussi aplaties que celles qui vivent sur des plans horizontaux.

Il semble que l'on puisse expliquer par ce double mécanisme la forme aplatie de certains organismes fixés ou vivant libres sur le fond, les poissons pleuronectes (voy.

fig. 11) et certains Sélaciens du groupe des Torpilles et des Raies par exemple.

Si la densité de l'organisme est inférieure à celle du milieu, l'organisme tendra à s'élever et de la poussée verticale de bas en haut qu'il reçoit de la part du liquide résultera une forme spéciale qui est en gros celle des Méduses et dont

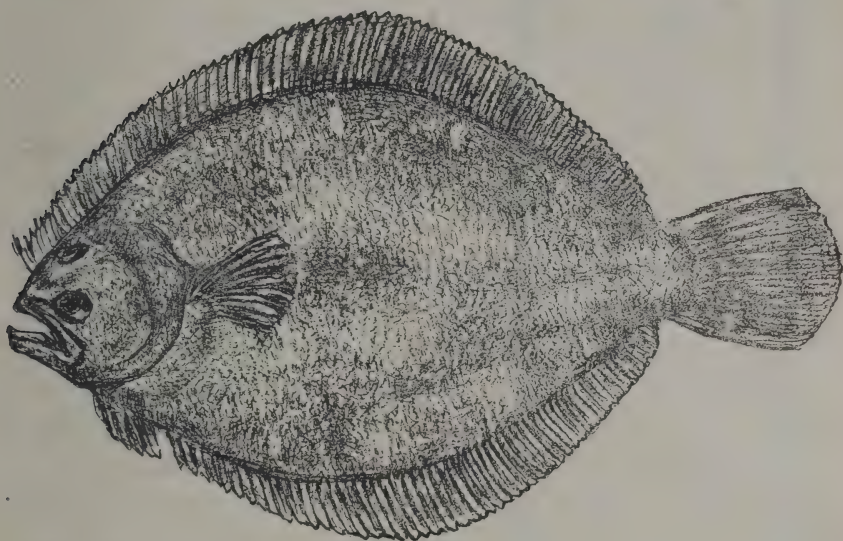


Fig. 11. — *Rhombus lævis* Rond. Poisson téléostéen pleuronecte. $\frac{1}{4}$ de G. N.

une expérience que j'ai réalisée il y a quelques années à la Station physiologique du Collège de France, permet de saisir en quelque mesure le mode possible d'établissement.

Dans une cuve à faces parallèles longue et étroite, préalablement remplie d'eau, on introduit un tube en verre recourbé et à extrémité effilée ; à l'aide d'une poire de soufflerie on chasse dans ce tube de l'huile colorée. Les gouttes de cette huile de densité inférieure à celle de l'eau s'échap-

pent du fond de la cuve et tendent à remonter à la surface.

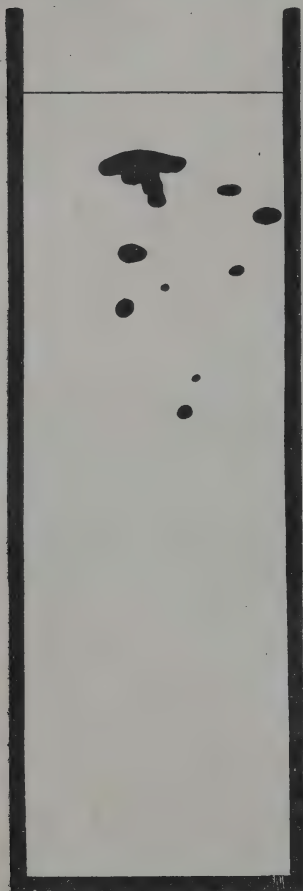


Fig. 12. — Schéma de l'expérience exécutée pour montrer les formes différentes que prennent, suivant leur volume, des gouttes d'huile remontant dans un liquide plus dense. La goutte d'huile la plus volumineuse présente une forme qui rappelle celle d'une Méduse.

On peut régler à l'aide de la poire, et aussi par le calibre de l'orifice du tube, le volume des gouttes qui s'échappent. Quand elles sont très petites, elles progressent lentement dans l'eau et conservent sensiblement, du fait de leur tension superficielle, la forme arrondie. Quand elles sont plus volumineuses, elles deviennent aplaties dans le sens vertical; et, quand elles sont plus volumineuses encore, elles prennent une forme invaginée qui rappelle de très près celle des Méduses, d'un Rhizostome par exemple. Enfin, si leur volume augmente toujours, elles se fragmentent, et, chacune des gouttes résultant de cette fragmentation prend au cours de son ascension la forme en rapport avec sa grosseur (voy. fig. 12).

Quand les pressions qui agissent dans le sens vertical étant inégales, celles qui s'exercent dans le sens horizontal restent égales l'organisme affecte une section circulaire suivant son plan horizontal.

Si l'on plonge dans de l'eau de savon, et c'est encore une

expérience de Plateau, un cadre métallique, une membrane mince se tend à son pourtour intérieur ; si, sur cette membrane on dépose un fil noué à ses deux extrémités, il conservera tout d'abord la forme quelconque qui lui a été donnée au moment où on l'a placé. Mais, si l'on crève la membrane à l'intérieur du fil, il prendra immédiatement par le fait de l'égalité des actions périphériques qui le sollicitent la forme d'un anneau régulièrement circulaire.

En fait, tous les organismes qui, plus lourds que le liquide où ils vivent, restent immobiles ou se déplacent dans tous les sens sur le substratum, présentent, au moins à leur base, une forme circulaire lorsqu'aucune autre cause n'intervient pour en modifier le contour. Si, souvent, dans leurs parties plus élevées la forme circulaire n'est plus réalisée c'est que là d'autres facteurs interviennent.

Sans insister sur les différentes et si nombreuses formes fixées aquatiques que l'on pourrait citer à ce propos, je me bornerai à développer avec plus de détails deux exemples qui me paraissent particulièrement nets et instructifs parce que le phénomène d'arrondissement, si l'on peut dire, se passe sous nos yeux, au cours même de l'ontogénie individuelle, qu'on en peut saisir le processus à *partir du moment précis où intervient la cause qui le provoque* ; le premier de ces exemples est celui des Aethéries et des Chames dont j'ai autrefois étudié avec quelques détails la morphologie et certains faits de développement¹.

Les Aethéries sont des mollusques acéphales d'eau douce de la région tropicale africaine. Je crois avoir définitivement démontré qu'elles se rattachent par l'ensemble de leur orga-

1. Voir à ce sujet : R. Anthony : Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 1905. — Id. Etude monographique des *Ætheriidae*. *Ann. de la Société royale zoologique et malacologique de Belgique*, t. XLI, 1906.

nisation d'une façon étroite et absolue au groupe des *Unionidæ*. Mais, au lieu d'avoir, comme ces dernières, une existence libre, les Aéthéries sont toujours fixées par une de leurs valves.

Les Chames, d'autre part, sont des Mollusques acéphales marins dont la zone de répartition est constituée par une large bande disposée de part et d'autre de l'Equateur. Leurs affinités sont encore douteuses, mais, tout porte à croire qu'il convient de les considérer comme ayant des rapports de parenté assez étroits avec les *Cardiidæ* dont elles seraient des formes fixées, comme les Aéthéries sont des *Unionidæ* vivant aussi en fixation.

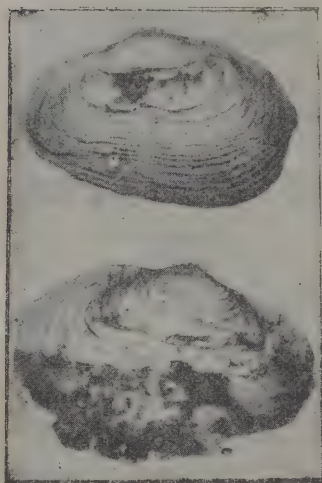


Fig. 13. — *Aetheria Caillaudi* Fer. Forme jeune peu de temps après la fixation ; en haut, valve libre ; en bas, valve fixée. On voit sur la valve fixée, l'étendue et la disposition de la zone de fixation ainsi que les limites de la coquille non encore fixée (forme anodon-toïde). (Vue extérieure). $\times 7$.

Les Aéthéries et les Chames, comme tous les animaux qui mènent un genre de vie analogue, présentent suivant leur zone de fixation une section arrondie dont la régularité ne peut être altérée que par les pressions réciproques de con-

génères là où des individus vivent au contact les uns des autres. Mais, il convient de faire remarquer que la fixation est chez ces deux types de Mollusques assez tardive.

Or, on constate que la forme arrondie ne commence à s'établir chez eux qu'après la fixation, ce qui, soit dit par parenthèses, paraît bien indiquer qu'on est en présence d'un caractère non encore fixé, du résultat d'une simple

fluctuation se répétant chez tous les individus en raison de l'identité des causes intervenant, et, que, si par un procédé quelconque, on pouvait empêcher une Aethérie ou une Chame de se fixer on les empêcherait en même temps de s'arrondir en se développant.

Dans sa période de vie libre, la jeune Aethérie a une coquille de galbe allongé d'avant en arrière tout comme celle de l'Anodonte (voy. fig. 13). Le galbe de la coquille

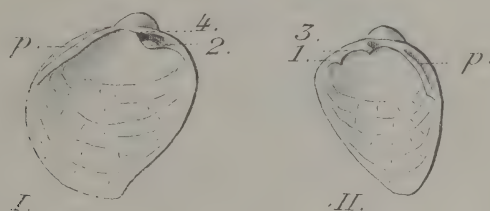


Fig. 14. — Vue intérieure de deux valves (individus différents) de *Chama* sp ?, avant la fixation. — I, Valve devant être fixée. — II, Valve devant rester libre. — 1, dent 1. — 2, Dent 2. — 3, Dent 3. — 4, Dent 4. — p, Dent latérale postérieure.

de la jeune Chame offre d'autre part l'aspect d'un triangle inéquilatéral (voy. fig. 14) assez semblable par conséquent à celui d'une coquille de *Lithocardium*, Cardiidé actuellement disparu. Aussitôt que la fixation s'établit, les zones calcaires concentriques qui se forment successivement se disposent, aussi bien chez la Chame que chez l'Aethérie, de façon à atténuer progressivement la forme originelle, et, au bout de peu de temps l'arrondissement est parachevé. Les nouvelles couches concentriques qui se succèdent se disposent toujours à partir de ce moment de façon à maintenir le galbe dans sa forme circulaire.

Tout se passe donc en somme comme si, dans ces cas, l'arrondissement était le résultat immédiat et direct de la fixation, l'animal semblant être soustrait à partir du

moment où il se fixe à l'influence des causes qui avaient antérieurement déterminé la forme particulière, ellipsoïdale dans un cas, triangulaire dans l'autre, de son galbe. Nous reprendrons avec plus de détails dans un chapitre ultérieur¹ la question de la morphogénie générale des Aéthéries et des Chames.

Il convient toutefois d'insister sur ce fait déjà signalé

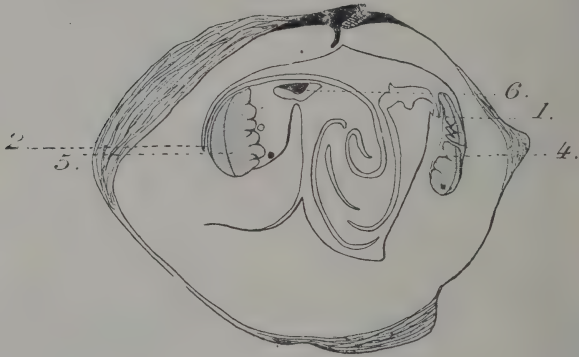


Fig. 15. — Coupe sagittale d'*Aetheria plumbea* Sow. adulte. Dans la région dorsale est le ligament avec ses parties caractéristiques. — 1, Bouche. — 2, Anus. — 3, Muscle adducteur antérieur. — 4, Muscle adducteur postérieur. — 5, Cœur.

plus haut, à savoir que, le plus souvent, chez les animaux fixés, la forme circulaire de la section transversale se limite à la zone de fixation. Ce n'est que parfois qu'elle s'étend au delà, et ce n'est que dans des circonstances assez exceptionnelles que l'animal fixé présente une section sensiblement circulaire suivant toutes les coupes transversales par lesquelles on pourrait l'intéresser. Les végétaux terrestres qui sont des organismes fixés du benthos aérien obéissent aux mêmes lois : leur tronc est de section arrondie chaque fois qu'aucun autre facteur n'intervient pour en modifier le contour.

1. Voir deuxième partie, livre II.

Après ces exemples où l'arrondissement est une conséquence de la fixation, on peut considérer les cas où il semble être celle du déplacement sur un plan suivant toutes les directions.

La Torpille est un Sélacien benthonique sujet seulement à de faibles déplacements linéaires et qui, d'autre part,

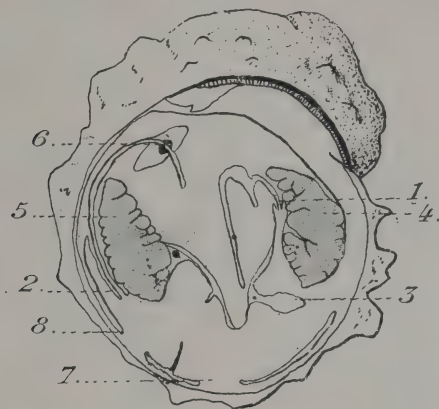


Fig. 16. — Coupe sagittale *Chama brassica* Reeve, adulte. — 1, Bouche. — 2, Anus. — 3, Pied rudimentaire. — 4, Muscle adducteur antérieur. — 5, Muscle adducteur postérieur. — 6, Cœur. — 7, Orifice inspireur. — 8, Orifice expirateur. — En avant du muscle adducteur postérieur est le ganglion viscéral; à la base du pied est le ganglion pédieux.

lorsqu'il s'enfouit effectue sur lui-même d'assez importants mouvements de rotation incomplète.

Il m'a été donné d'avoir entre les mains, au laboratoire maritime de Saint-Vaast-la-Hougue, une Torpille femelle qui contenait un certain nombre d'embryons d'une taille plus réduite et d'un état de développement moins avancé que tous ceux que j'avais pu voir jusqu'alors. Ces embryons dont la longueur totale variait entre 26 et 28 millimètres présentaient un aspect très comparable à celui des Squatines adultes, en ce sens que leurs nageoires pectorales encore réduites n'étaient point soudées aux côtés latéraux

de la région céphalo-branchiale. Leur indice somatique $\left(\frac{\text{Larg.} \times 100}{\text{Long.}}\right)$ variait entre 33,9 et 27,7. Ces embryons présentaient donc une forme très allongée. Ayant examiné par la suite, au cap Ferret notamment, un grand nombre de

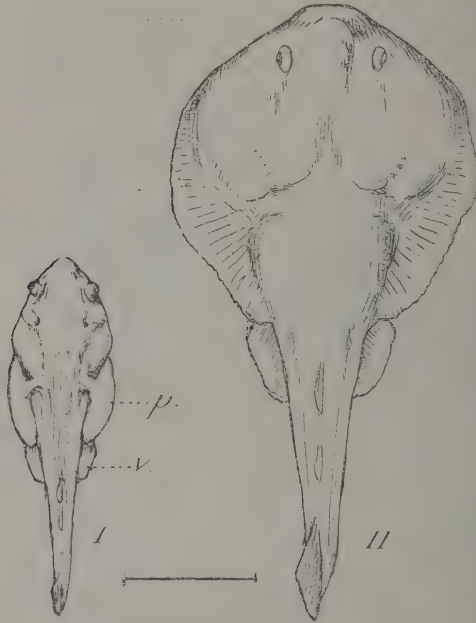


Fig. 17. — Fœtus de Torpille. — I, Exemple très jeune, à nageoires pectorales encore libres (Saint-Vaast-là-Hougue). — II, Exemple plus âgé (Cap Ferret). Pour montrer l'arrondissement progressif du disque avec l'âge. — *p*, Nageoire pectorale encore non soudée dans l'exemple I. — *v*, Nageoire abdominale. Le trait exprime une longueur d'un centimètre.

Torpilles de toutes tailles, j'ai pu me rendre compte de ce que leur indice somatique augmentait à mesure qu'elles croissaient en volume ; le plus gros animal observé possédait un indice de 73,1.

Il existe donc chez ces animaux une tendance très nette à l'arrondissement qui s'accuse de plus en plus avec l'âge, et, que seule combat la présence de la queue.

Chez la Tridacne et chez l'*Hippopus*, on suit à la fois le processus d'aplatissement et celui d'arrondissement au cours de l'ontogénie individuelle, et, leur exemple est par cela même doublement intéressant et instructif.

Les Tridacnes et les *Hippopus*, formes extrêmement voisines, sont des Mollusques acéphales marins des régions chaudes; les premières peuvent atteindre la taille la plus considérable que l'on observe parmi les animaux de ce groupe. L'exemplaire de Tridacne de l'église Saint-Sulpice de Paris, l'un des plus volumineux spécimens connus, mesure 0^m,86 suivant sa plus grande dimension.

Les Tridacnides ont depuis longtemps éveillé la curiosité des naturalistes et on les avait, jusqu'à ces dernières années, considéré comme des Acéphales atypiques et énigmatiques; on les disait retournés dans leurs coquilles (!). Ni les travaux de Vaillant¹, ni ceux de Grobben², ni même ceux de Lacaze-Duthiers³ n'avaient pu parvenir à faire comprendre leur organisation. Je crois avoir décidément démontré que ces Mollusques entrent en réalité dans le type général des animaux de leur groupe⁴. Ce sont, et bien que leur muscle antérieur ait subi une régression totale, au lieu d'une régression simplement partielle comme chez les Moules, les

1. L. Vaillant : Recherches sur la famille des Tridacnides. *Ann. des Sc. nat. Zoologie*, 1865.

2. C. Grobben : Beitrage zur Morphologie und Anatomie der Tridacnen. *Zool. Ergebnisse der Exped. S. M. S. Pola*, — *Denk. d. K. Akad. d. Wiss. Wien*, 1898.

3. H. de Lacaze-Duthiers : Morphologie de Tridacna elongata et de Hippopus. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, 3^e série, vol. X, 1902.

Dans un travail récent, L. Boutan (Considérations sur les affinités réciproques des Mollusques gastéropodes. *Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, t. LXXI, 1919) est revenu sur les conclusions de H. de Lacaze Duthiers pour essayer de les éclaircir.

4. Voir : R. Anthony : Organisation et Morphogénie des Tridacnides. *C. R. Acad. Sc.* 1903. R. Anthony : Influence de la fixation pleurothétique sur la Morphologie des Mollusques acéphales dimyaires. *Ann. des Sc. natur. Zoologie*, 1905. R. Anthony : L'interprétation du type morphologique de la Tridacne et de l'Hippopus. *Bull. Soc. Sc. nat. de l'Ouest de la France*, 3^e série, tome VI, 1920.

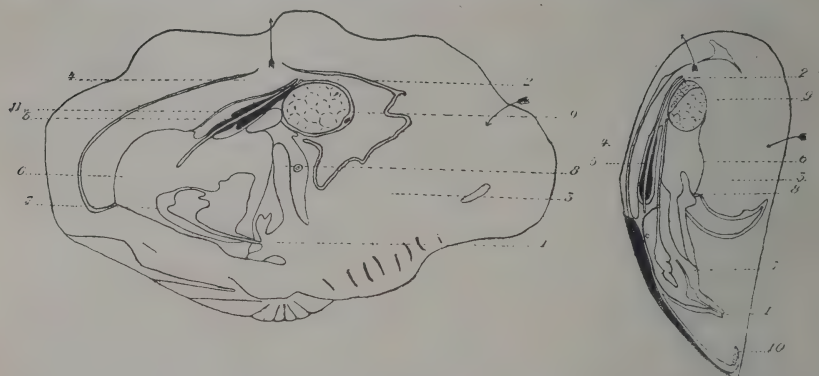


Fig. 18. — Coupes sagittales de *Tridacna elongata* Lmck (très réduite) à gauche, et de *Mytilus edulis* L. (G. N.) à droite. — 1, Bouche. — 2, Anus. — 3, Cavité palléale. — 4, Cavité branchiale. — 5, Cœur. — 6, Glande génitale. — 7, Foie. — 8, Cavité du byssus. — 9, Muscle adducteur postérieur. — 10, Muscle adducteur antérieur. — 11, Organe de Bojanus. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences.*)

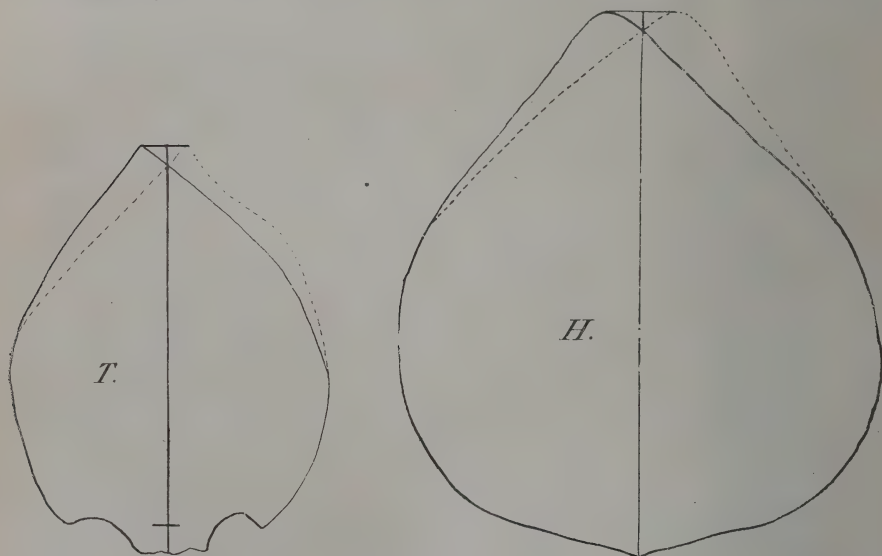


Fig. 19. — Coupe d'un moule interne de *Tridacna elongata* Lmck (T.) et d'*Hippopus maculatus* Lmck (H.) pratiquée perpendiculairement à l'axe dorso-ventral, au niveau de l'ouverture pédieuse du manteau. Pour montrer l'élargissement de la base de sustentation.

Septifer et les *Dreysensia*, des Acéphales de type hétéromyaire, des Mytilimorphes, comme je les ai appelés. Mais



Fig. 20. — Valve gauche, face interne, de *Tridacna elongata* Lmck (I.) et d'*Hippopus maculatus* Lmck (II.). Pour montrer l'ouverture extrême chez les Tridacnides de l'angle apical (A.) ou de mytilisation. $\frac{1}{2}$ de G. N.

au lieu d'être, comme les *Mytilus*, des Moules à branchies

filamenteuses, se rattachant plus ou moins au groupe des

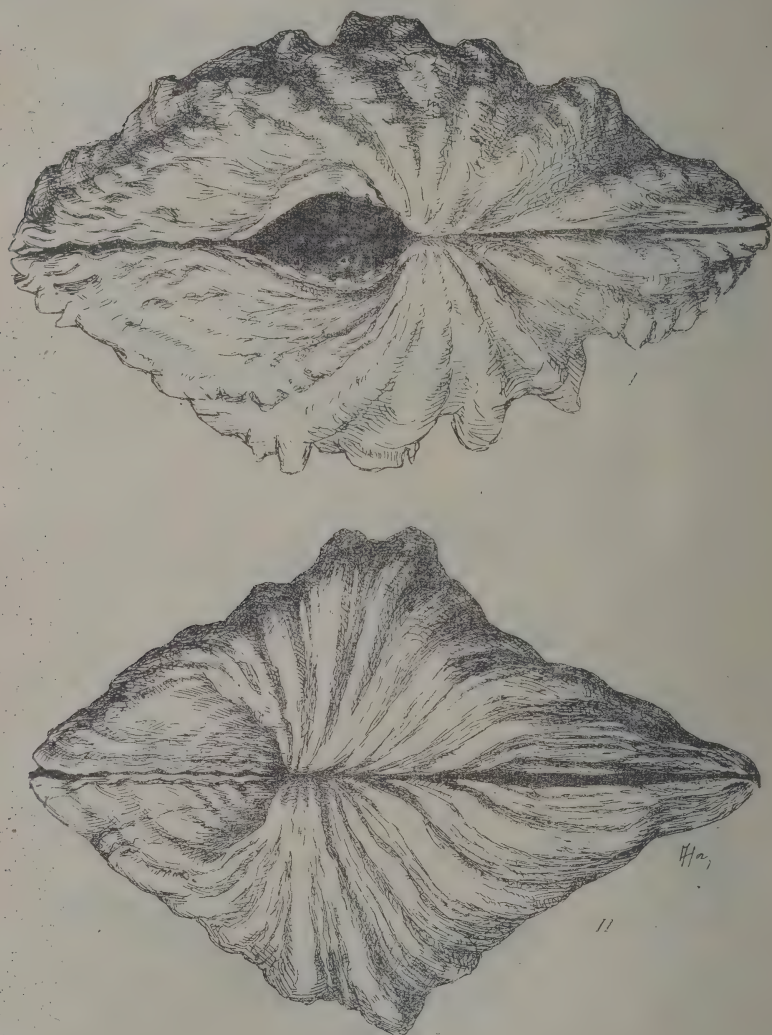


Fig. 21. — Vue apicale de la coquille de la *Tridacna elongata* Lmck (I) et de l'*Hippopus maculatus* Lmck (II). Pour montrer l'élargissement de la base de sustentation. L'orifice byssal, large chez la *Tridacna*, n'existe plus chez l'*Hippopus*. $\frac{1}{2}$ de G. N.

Arches, elles se rattacheraient, notamment par la consti-

tution de leur appareil respiratoire, comme les Chames, à celui des Cardiums.

Les Tridacnids seraient en fait des Moules de *Cardiidae*. Ils vivent, comme les Mytilimorphes en général, en céphalothétisme, c'est-à-dire la région buccale dirigée en bas ; comme les Mytilimorphes aussi, les Tridacnes sont munis d'un byssus que les *Hippopus* ont secondairement perdu.

Ce qui différencie essentiellement ces deux animaux de la Moule ordinaire, c'est, en dehors de leurs caractères de famille qu'exprime surtout la morphologie de leur appareil respiratoire :

1° Leur élargissement bilatéral qui est toujours plus marqué chez l'*Hippopus* que chez la *Tridacna* et qui peut s'exprimer par l'indice suivant
$$\frac{\text{Epaisseur bilatérale} \times 100}{\text{Long. dorso-ventrale}}$$
.

Les calculs, d'après des mesures effectuées sur des moulages internes de la coquille, m'ont donné pour une *Tridacna elongata* Lmck. de taille moyenne une valeur d'indice de 79, et pour un *Hippopus maculatus* Lmck., de taille moyenne aussi, une valeur d'indice de 88.

2° Leur aplatissement ano-buccal, c'est-à-dire, étant donnée la position de l'animal, leur aplatissement de haut en bas.

Ce dernier caractère entraîne une ouverture de plus en plus grande de ce que j'ai appelé l'angle apical ou de mytilisation, lequel chez un très jeune individu de 15 millimètres n'est que de 125° (voir fig. 22) ; chez un individu de 15 centimètres il atteint 150°, et, chez les grands exemplaires, ainsi que chez l'*Hippopus*, il peut parvenir à la valeur de deux droits.

Si l'on tient compte de leur volume considérable, on en vient à penser que tout se passe comme si les Tridacnes et

les *Hippopus*, vivant en somme dans la même position que les Moules, s'étaient aplatis et étalés sous leur propre poids, tendant à prendre une base de sustentation arrondie¹. Et ce qui affermit cette supposition, c'est que l'on peut constater que la *Tridacne* présente successivement au cours de son ontogénie individuelle un aspect d'abord voisin de celui du *Lithocardium* fossile qui est certainement un de ses proches parents, puis l'aspect du *Byssocardium* avec

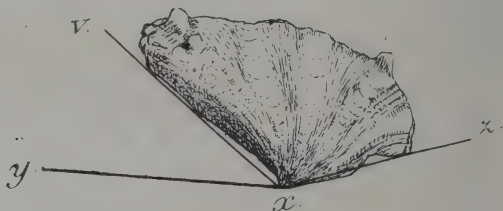


Fig. 22. — Jeune *Tridacna elongata* Lmck (valve gauche). Longueur réelle = 45 millimètres. Pour montrer l'ouverture progressive de l'angle apical ou de mytilisation à mesure qu'augmente la taille. — $y x z$, angle apical chez l'adulte. — $v x z$ angle apical chez le jeune.

un angle de mytilisation peu éloigné de 90° , et, l'on suit très bien, par les zones d'accroissement de la coquille l'ouverture progressive de l'angle de mytilisation suivant l'augmentation de volume de l'animal, en même temps que son aplatissement ano-buccal et son étalement bilatéral.

Si le byssus n'existe plus chez l'*Hippopus* on peut supposer que cette absence est en rapport avec un aplatissement et un arrondissement plus marqués. Le byssus aurait disparu faute d'usage, la forme même de l'animal assurant sa stabilité.

1. Les branchies elles-mêmes paraissent avoir subi de telles actions : au lieu d'être en lames elles présentent l'aspect de véritables cordes ou de boudins.

C'est par l'inégalité des pressions périphériques dans le sens vertical, les pressions restant toutes égales dans le sens horizontal, que l'on peut rendre compte de la constitution du type à symétrie axiale qui sera ultérieurement examiné avec détails¹.

2. — LA PRESSION RÉCIPROQUE ET L'APLATISSEMENT DES SURFACES EN CONTACT

Lorsque l'on produit des bulles de savon, on peut, en se plaçant dans certaines conditions, obtenir une agglomération de ces bulles; on constate alors que leurs parois sont aplaties le long des surfaces en contact.

Dans les premiers stades du développement de l'œuf, on observe des figures analogues. Lorsque l'œuf se subdivise d'abord en deux cellules, les faces d'accolement des deux éléments résultants sont planes. Lorsque les éléments sont au nombre de quatre, chacun d'eux a deux faces planes. Lorsque les éléments sont en grand nombre, ils sont polyédriques sauf ceux de la périphérie qui conservent une face courbe vers l'extérieur (morula).

La morula peut en somme être comparée à la figure obtenue par l'agglomération des bulles de savon. La forme des lobules rénaux chez certains Mammifères où ils restent toute la vie plus ou moins complètement isolés (Cétacés, Pinnipèdes, Loutre, Ours (voir fig. 23), Éléphant), implique aussi le même rapprochement.

Il en est encore de même de la forme polygonale de la section des cellules et des vaisseaux des plantes qui paraît aussi relever du même processus.

1. Voir Deuxième partie.

De même enfin, la forme de section d'un animal fixé fondamentalement circulaire peut se modifier par la présence d'autres individus à son contact. Les organismes fixés, lorsqu'ils sont disposés les uns à côté des autres, présentent une base d'insertion polygonale. C'est ainsi que

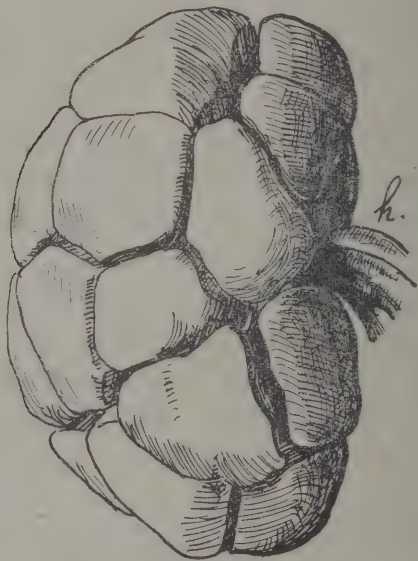


Fig. 23. — Rein droit de l'Ours des Cocotiers (Coll. Anat., comp. Mus. d'Hist. nat., n° 1913-505). — *h.*, hile rénal. $\frac{3}{4}$ de G. N.

si le polype isolé est circulaire à sa base, les polypes rapprochés d'une même colonie sont polygonaux (voir fig. 24).

Les *Mytilus* et les *Dreysensia* nous fournissent également un curieux exemple du résultat de la même action. Lorsque l'on considère des Moules vivant dans la vase ou attachées isolément, on constate qu'une section perpendiculaire au plan intervalvaire et passant par le byssus détermine une surface parfois vaguement triangulaire : l'un des angles du triangle, celui qui correspond au bord dorsal (charnière), est

toujours très marqué, alors que les deux autres angles qui répondent à de vagues arêtes parcourant les valves et qui s'atténuent de plus en plus à mesure qu'elles approchent de l'extrémité aborale sont à peine indiqués. Nous n'avons pas à envisager ici les facteurs susceptibles de déterminer la forme des Moules vivant dans la condition ci-dessus indiquée, mais nous pouvons constater que les arêtes

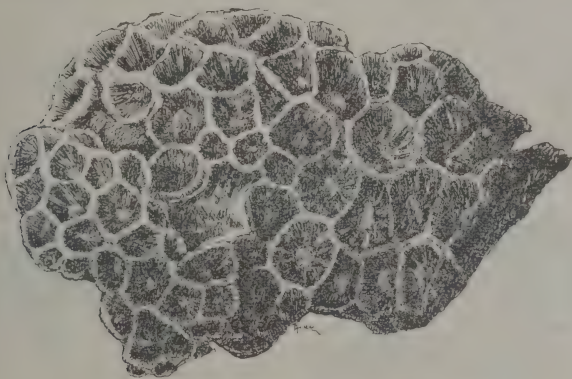


Fig. 24. — *Astroides calycularis* Pallas. $\frac{1}{2}$ de G. N.

qui correspondent respectivement à chacune des valves sont chez elles mousses et arrondies, même au plus proche voisinage du crochet. Lorsqu'il s'agit, au contraire, de Moules vivant en bouquet dans des endroits resserrés comme des fentes de rocher, on constate que la même section détermine, au contraire, une surface triangulaire à angles plus nettement accusés, parfois même une surface losangique, le quatrième angle correspondant alors aux bords libres des valves, c'est-à-dire au bord ventral de l'animal.

Dans ces cas, chaque organisme exerce sur son voisin des pressions qui en modifient la forme : et, la forme de

chaque organisme est le résultat de la mise en action des pressions centrales et périphériques combinées.

ε. — LA FORME ALLONGÉE DES ORGANISMES
QUI SUIVENT UN DÉPLACEMENT LINÉAIRE

Tout animal capable de déplacements linéaires présente une forme allongée suivant le sens habituel de ses déplacements.

Supposons un bloc plastique de forme sphérique posé sur

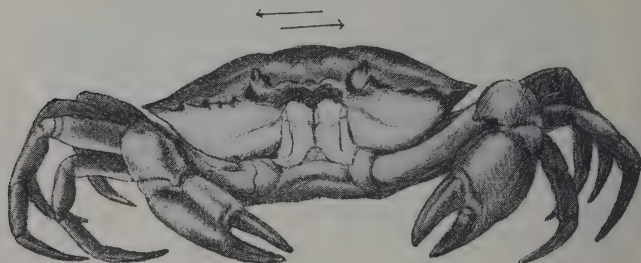


Fig. 25. — *Carcinus maenas* Penn. Les flèches indiquent les sens habituels de progression, $\frac{1}{2}$ de G. N.

un plan horizontal. S'il est soumis à l'action d'une force verticale comme la pesanteur il s'aplatira, s'étalera.

Si, en même temps, il subit l'action d'une force horizontale suivant une certaine direction, il tendra en même temps à s'allonger suivant cette direction.

On voit certaines Planaires présenter au repos une forme sensiblement arrondie, et, dès qu'elles se déplacent, on les voit s'allonger dans le sens même de leurs déplacements en même temps qu'elles s'aplatissent davantage.

Il est, d'autre part extrêmement instructif de suivre chez les Échinides le passage de la forme circulaire à la forme

allongée, celui du type des Oursins réguliers au type des Oursins irréguliers en même temps que la direction des mouvements de progression se précise.

Notons enfin que chez les Crabes où la progression se fait habituellement dans le sens latéral, on constate aussi un allongement bilatéral (voir fig. 25).

3° *Le rôle morphogénique du frottement.*

Il faut dire immédiatement, et pour écarter toute confusion possible, que les gouttières osseuses que l'on observe au niveau du passage des tendons, celles par exemple qui existent chez l'Homme, à la face d'extension du radius, ne sont pas précisément attribuables au frottement. Je m'expliquerai ailleurs sur le mécanisme que je crois être celui de leur production ¹.

Mais il est d'autres cas où le frottement paraît pouvoir être légitimement invoqué en tant que facteur morphogénique.

On remarque que les productions cutanées des Vertébrés aquatiques, écailles pour les Poissons, poils pour les Mammifères sont d'autant plus réduites que leur vitesse de progression est généralement plus grande.

Alors que les Poissons qui vivent sur les fonds rocheux dans une immobilité sensiblement constante ont souvent le corps presque dépourvu d'écailles, mais par contre couvert d'aspérités, d'épines, de prolongements de toutes sortes qui leur donnent cette forme hérissée caractéristique de la Scorpène et du *Cottus* par exemple (voir fig. 26), que ceux qui, comme la Carpe, sont déjà de bons nageurs ont

1. Voir pages 332 et 333.

d'habitude des écailles bien développées, et, que les Mammifères marins d'une adaptation aquatique encore peu avancée comme la Loutre, et même les Phoques et les Otaries, possèdent des poils encore assez allongés, mais fortement inclinés de la tête à la queue, on remarque que les nageurs de grande vitesse ont perdu leurs écailles si ce sont des Poissons, leurs poils si ce sont des Mammifères :



Fig. 26. — Un poisson téléostéen de fonds : *Cottus bubalis* Euphr. G. N.

le Thon et le Maquereau d'une part, les Cétacés de l'autre, ont la peau à peu près complètement nue. Tout se passe comme si l'action mécanique de l'eau s'était opposée de plus en plus, au cours des générations et la vitesse de progression augmentant, au développement de ces formations qui s'inclinent d'abord fortement d'avant en arrière, qui se réduisent ensuite et finissent même par disparaître tout à fait.

Quelques Cétacés ont encore, surtout à l'état jeune, de rares poils à la surface du corps ; mais ces poils sont précisément situés en des régions où l'action polissante de l'eau

ne peut ou n'a pu se faire sentir, par exemple dans le sillon profond qui sépare le rostre de la région s'étendant en avant et au-dessous de l'évent¹.

Chez certains poissons téléostéens de vitesse, on remarque même qu'aux nageoires pectorales correspondent de légères dépressions où elles se logent et qui suivent exactement la forme de leur contour. Chez d'autres, comme le *Pagellus centrodontus* Cuv. et Val., cependant beaucoup moins pro-

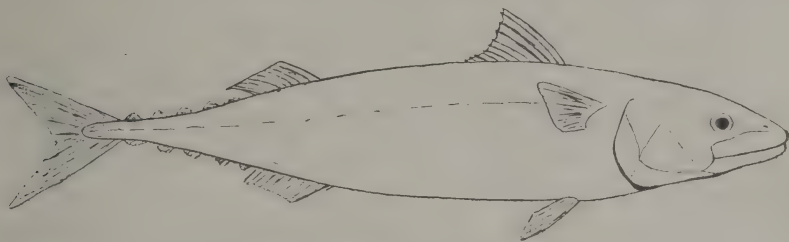


Fig. 27. — Un poisson téléostéen de vitesse : le Maquereau, *Scomber scomber* L.
 $\frac{1}{4}$ de G. N.

fondément spécialisé que d'autres téléostéens dans le sens de la nage en vitesse, la nageoire dorsale peut en inclinant ses rayons en arrière disparaître, à un certain temps de la progression, lorsque l'animal est lancé comme une flèche du fait de l'élan qu'il a pris, dans un sillon profond au fond duquel elle s'insère.

Un autre curieux effet de l'action de l'eau sur l'organisme des animaux nageurs est celui qu'elle paraît avoir produit sur l'appareil mécanique respiratoire des Téléostéens.

Chez ces Poissons, l'appareil mécanique respiratoire se compose des pièces osseuses operculaires, des rayons bran-

1. Cette région qui va de la bouche à l'ouverture nasale est très étendue chez les Cétacés, alors qu'elle est très courte au contraire chez tous les autres Mammifères. Morphologiquement parlant, elle correspond très exactement à la lèvre supérieure des autres Mammifères.

chiosstèges, des muscles moteurs de ces pièces squelettiques, et, enfin, d'une membrane mince en partie contractile qui continue l'opercule en arrière. Dans certains cas cette membrane est libre; dans certains autres, et ceci s'observe chez quelques Poissons vivant ensablés, elle est intimement soudée à l'axe scapulaire ne laissant, comme on l'a vu¹, qu'un petit orifice au voisinage de la nuque par où s'échappe l'eau au moment de l'expiration.

Chez les Poissons littoraux de fonds et de mœurs sédentaires, la musculature de l'opercule est très développée et s'ils ont souvent, comme l'on sait, une tête large et aplatie, c'est non seulement par le fait de l'action de la pression mais en raison aussi de l'importance de leur appareil mécanique respiratoire.

Posés sur le fond, ces poissons respirent d'une façon active qui, à l'observateur, peut même paraître pénible : ils soulèvent, écartent et rapprochent rythmiquement leurs opercules. Chez ceux qui, comme le *Cottus*, ont une fente operculaire libre, au moment de l'inspiration, le bord de l'opercule s'applique à l'arc de l'épaule, et, il en résulte un appel d'eau qui entrant par la bouche vient remplir la cavité branchiale; au moment de l'expiration la bouche se ferme, les muscles adducteurs de l'opercule se contractent, et, l'eau s'échappe par les ouïes. Chez ceux qui, comme le Callionyme, ont la membrane operculaire soudée à l'arc de l'épaule, les choses se passent de même, avec cette différence que l'eau d'expiration sort seulement par l'orifice nuchal.

Une disposition analogue à celle du Cotte et le même mécanisme s'observent chez les formes moins essentielle-

1. Voir pages 100, 101 et 102.

ment benthoniques, chez les moyens nageurs comme la Carpe et les Labres. Mais chez eux, la musculature operculaire est déjà moins développée.

Enfin, chez les Poissons nectoniques de vitesse, le Maquereau par exemple, la respiration paraît pouvoir être considérée comme surtout passive : par le fait de la rapidité de la progression, l'eau s'engouffre par la bouche dans la cavité branchiale qu'elle ne fait que traverser et ressort par les ouïes. L'opercule est ainsi laminé entre l'eau qui passe le long du corps de l'animal et celle qui passe à l'intérieur de sa cavité branchiale.

Il semble que ce soit sous l'influence de cette cause mécanique, tout autant que par le fait du non usage, que les muscles operculaires se sont atrophiés de plus en plus. La membrane operculaire est aussi chez le Maquereau, dans un état de régression manifeste.

Chez les animaux nageurs, le frottement liquide ne semble pas au surplus, s'être borné à réaliser un polissement général du corps, il paraît avoir déterminé aussi sa forme particulière.

Si nous abandonnons dans un courant d'eau, ou si nous traînons dans l'eau, un corps insoluble, mais plastique d'une forme quelconque plus ou moins tourmentée, nous voyons avec le temps ce corps perdre peu à peu sa forme première pour en prendre une nouvelle sous l'influence des filets liquides qui le caressent.

Peu à peu les saillies et les creux qui augmentaient nécessairement la résistance à sa surface, créant des frottements ou des aspirations, disparaissent comme ont dû disparaître les écailles des Poissons ou les poils des Mammifères nageurs.

Le corps se modèle au sens le plus strict du mot, et, il

ne cesse de se modifier dans sa forme que lorsque tous les accidents de sa surface ont disparu. Il présente à ce moment l'aspect d'un fuseau à extrémité postérieure plus effilée que l'antérieure et dans lequel le maître-couple est plus rapproché de l'avant que de l'arrière.

Le même fait peut également être mis en évidence lorsqu'on réalise l'expérience suivante : si au fond d'un vase contenant une épaisse solution de collodion par exemple, on introduit à l'aide d'un tube recourbé une volumineuse bulle d'air, cette bulle, en vertu de sa densité plus faible que celle du collodion, remonte lentement vers la surface, et, ce faisant, elle s'allonge dans le sens de la direction qu'elle suit, en raison de la viscosité du collodion.

Si le vase en question est à parois planes et hermétiquement clos, on peut, en le renversant successivement sur chacune de ses faces, faire cheminer la bulle le long des parois. Elle prend au cours de ce cheminement une forme allongée qui rappelle celle d'une Limace en progression.

Dans l'un et l'autre cas, la bulle est plus effilée à son arrière qu'à son avant, et, c'est de ce dernier qu'est plus rapproché le maître-couple.

Dans un corps ainsi modelé par le frottement des filets liquides la forme de l'arrière dépend donc de celle de l'avant.

Supposons en effet un corps ayant la forme d'une demi-sphère, immobile dans un liquide qui s'écoule dans le sens de la flèche (voy. fig. 28). Une molécule liquide située au point α tendra par le fait de la vitesse acquise à se déplacer suivant la direction a , mais elle est sollicitée d'autre part en raison du vide produit derrière le corps à suivre la direction b . La résultante la fera progresser suivant la direction c .

La molécule suivante β sera également sollicitée par deux forces a' et b' , b' étant plus petit que b (le vide produit derrière le corps étant déjà moins important) et ne lui étant pas parallèle, mais bien plus rapprochée de c , en raison de ce que la molécule β tend du fait de la vitesse acquise à se diriger aussi suivant c ; de même a , s'est également rapprochée de c et cela pour la même raison. La résultante conduira cette molécule suivant la direction c' ..., et ainsi de suite.

On conçoit que si le corps présentait en arrière une forme quelconque irrégulière le frottement de l'eau tendrait à déterminer son acumination.

On comprend comment dans ces conditions la forme de l'arrière dépend à la fois :

- 1° De celle de l'avant ;
- 2° De la vitesse du mobile ou du liquide (plus cette vitesse sera rapide, plus les forces a , a' , etc. seront considérables et plus la forme sera acuminée) ;

3° Du degré de viscosité du liquide ambiant.

Le Maquereau et le Thon, nageurs d'extrême vitesse, présentent exactement et précisément la forme qui paraît devoir résulter des conditions énumérées ci-dessus.

Le rôle du frottement interviendrait aussi, d'après

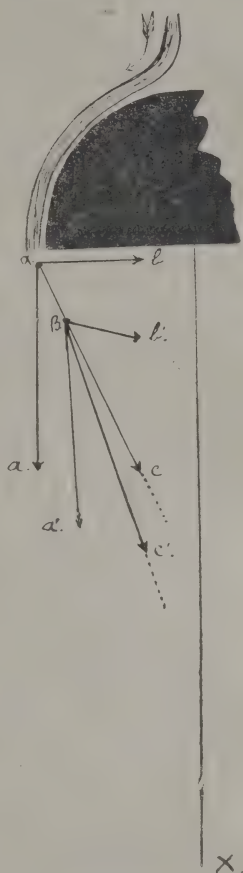


Fig. 28. — Schéma destiné à faire comprendre le processus d'acumination postérieure chez les organismes nageurs.

F. Houssay¹ qui en a longuement étudié l'action morphogénique chez les animaux nageurs, dans la disposition des nageoires chez les Poissons et les Cétacés.

Voici enfin un autre exemple de l'action morphogénique du frottement liquide : « On sait, rappelle P. Carnot², que les cavités du cœur et des vaisseaux sanguins des Vertébrés sont tapissées par des cellules plates, de forme losangique, dont le grand axe est dirigé suivant le cours même du sang. Or ces deux caractères, l'aplatissement et la direction axiale des cellules, sont d'origine purement mécanique et reconnaissent pour cause le frottement du courant sanguin agissant toujours dans le même sens. On a constaté, notamment, que le grand diamètre des cellules est d'autant plus long que le cours du sang est plus rapide ; il est, notamment, plus long dans les artères que dans les veines et les capillaires. Si, d'autre part, on examine les faces d'une valvule, la face valvulaire, balayée directement par le courant sanguin, présente des cellules allongées suivant la direction de ce courant, tandis que, sur la face opposée des valvules qui n'est battue que par les remous liquides irréguliers, le grand axe des losanges cellulaires est plutôt transversal. » Je n'insisterai pas davantage sur cet exemple classique.

L'action de ces facteurs d'ordre purement mécanique peut être exactement et précisément analysée ; par contre,

1. J'avais entrepris, il y a quelques années, sur la morphogénie du corps des Poissons une suite de recherches que j'ai interrompues ayant appris que M. F. Houssay s'intéressait à la même question et avait déjà publié une note à son sujet. Mes résultats coïncidaient d'ailleurs dans l'ensemble, sur les points du moins que nous avons étudiés l'un et l'autre, avec ceux de M. F. Houssay. Ulérieurement, M. F. Houssay a fait paraître un volumineux et important travail auquel le lecteur devra se reporter : F. Houssay : *Forme, puissance et stabilité des Poissons. Collection de Morphologie dynamique*, janvier 1912.

2. P. Carnot : *Les bases de la Kinésithérapie et les lois de la Mécanomorphose Bibliothèque de Thérapeutique*. Paris, J.-B. Baillière, 1909, page 46.

celle d'un grand nombre d'autres facteurs d'un ordre plus particulier, et par conséquent plus complexe se prête beaucoup moins facilement à l'analyse ; parmi ces facteurs on peut par exemple citer :

LA LUMIÈRE. — On sait empiriquement que l'action de la lumière provoque le développement des pigments et que l'absence de lumière entraîne leur disparition.

Ce fait qui est vrai pour les plantes phanérogames dont la chlorophylle disparaît lorsqu'elles se développent à l'obscurité l'est également pour les animaux. Les Protées des grottes de la Carniole et de certaines cavernes de l'Amérique du Nord sont absolument blancs, et, cette décoloration est si bien liée à l'absence de lumière que Packard a pu faire réapparaître le pigment en élevant des Protées dépigmentés en aquarium et en plein jour.

Un des facteurs qui déterminerait l'absence de coloration de la face aveugle des Poissons pleuronectes serait aussi la lumière. Cunningham¹, en élevant, dans des aquarium à fond de verre et éclairés par en dessous, des Pleuronectes de diverses espèces a pu obtenir des colorations partielles de leur face aveugle.

LA TEMPÉRATURE. — L'action morphogène de la température est parfois difficile à discerner, toute modification de l'état thermique étant généralement accompagnée de modifications dans l'éclairement et dans l'état hygrométrique de l'air.

De nombreuses expériences, celles par exemple de Berce, de Ruhmer, de Weismann, de Standfuss sur les Vanesses, paraissent pourtant nettement l'accuser.

1. J. T. Cunningham et Mac Munn : On the coloration of the skin of Fishes, especially of Pleuronectidae. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London, 1894.

L'HUMIDITÉ ET LA SÉCHERESSE. — On connaît suffisamment les effets remarquables de la sécheresse et de l'humidité sur les plantes phanérogames, la première déterminant la présence des piquants, la seconde les faisant disparaître, et, l'on pourrait rappeler ici les expériences de Lothelier à cet égard.

LA CONSTITUTION CHIMIQUE DU MILIEU. — Les expériences de R. Florentin sur la *Frontania leucas* Ehr.¹, de Gruber² sur l'*Actinophrys sol* Ehr., de Balbiani sur les Paramécies montrent que, chez les Protozoaires, sous l'influence de la salure du milieu, le protoplasma se rétracte, devient plus dense et plus granuleux.

Les recherches de Ferronière ont mis en lumière les modifications importantes que subit le *Tubifex rivulorum* Lmck, sous l'influence de l'eau salée³, et, Schmankeuitch a pu voir l'*Artemia salina* L. prendre, d'une part, avec l'augmentation de la salure du milieu, les caractères de l'*Artemia Milhausenii* L. forme d'eau sursalée, et, d'autre part, avec la diminution de la salure du milieu, ceux des Branchiopes d'eau douce.

LES SUBSTANCES INTRODUITES DANS L'ÉCONOMIE GÉNÉRALE. — On a constaté depuis assez longtemps déjà que quelques glandes, outre leur fonction bien connue de sécrétion externe, ont également une fonction dite de sécrétion interne, produisant des substances qu'elles déversent dans le sang.

1. R. Florentin : Etude sur la faune des mares salées de Lorraine, *Ann. des Sc. naturelles, Zoologie*, 1899.

2. Gruber : Biol. Stud. au Protozoen, *Biologisches Centralblatt*, 1889.

3. Bull. de la Soc. des Sc. nat. de l'Ouest de la France, 1901.

Le testicule, dans le tissu qui comble les espaces intertubulaires, possède des cellules de la sécrétion desquelles on a fait dépendre les caractères sexuels secondaires du mâle¹. Mais de plus récentes recherches ont bien montré, celles par exemple de Pézard², celles surtout de Champy et de ses élèves, que le problème était infiniment plus complexe qu'on ne l'avait cru tout d'abord. Les caractères sexuels secondaires du mâle paraissent bien être en rapport avec la sécrétion du testicule, mais dépendent-ils des cellules interstitielles?

Les méthodes physiologiques, les méthodes cliniques aussi, ont permis d'établir dans quelque mesure le rôle de quelques autres sécrétions internes et de reconnaître qu'elles ont une action dans le déterminisme morphologique.

On a vu, par exemple, que l'élimination de la sécrétion thyroïdienne survenant avant la fin de la période de croissance en détermine l'arrêt, provoquant en même temps chez l'homme l'idiotie et le myxœdème. Gudernatsch³ opérant sur des têtards de Grenouille a constaté que l'alimentation thyroïdienne précipitait la croissance. Et Champy⁴

1. Voir à ce sujet : P. Bouin et P. Ancel : Recherches sur les cellules interstitielles des Mammifères. *Arch. de Zool. expér. et gén.* 1. 1903. Id. Recherches sur la signification physiologique de la glande interstitielle chez les Mammifères. *Journ. de Physiol. et de Pathol. gén.* VI, 1904. Id. Action de l'extrait de la glande interstitielle du testicule sur le développement du squelette et des organes génitaux. *C. R. Acad. des Sc.*, 1906.

2. A. Pézard : Le conditionnement physiologique des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. *Thèse. Doct. ès Sc. Bull. biologique de la France et de la Belgique*, 1918. Voir le compte rendu que j'ai donné de la Thèse de A. Pézard in *Revue générale des Sciences pures et appliquées*, 30 avril 1919.

3. J.-F. Gudernatsch. Fütterungsversuche an Kaulquappen. *Verh. d. Anat. Ges. Munich et Centralbl. f. Physiol.*, 1912.

Id. : Feeding experiments on Tadpoles. *Arch. f. Entwickl. mech.*, 1913.

4. Chr. Champy. L'action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire ; caractère électif de cette action. *Arch. de Morphologie générale et expérimentale*, 4, 1922, Paris, Doin.

a précisé le caractère électif de l'hormone thyroïdienne sur les ébauches des organes de la vie aérienne.

On a pensé aussi que l'élimination de la sécrétion hypophysaire entraînait le gigantisme, le retard de soudure des épiphyses, l'acromégalie avec toutes les malformations squelettiques qu'elle comporte.

A propos des sécrétions internes, la question qui se pose ici est celle de savoir si elles ont une action dans le déterminisme des caractères de compréhension très générale qui définissent les types d'organisation. Il ne semble pas a priori que ce soit possible.

Rien non plus n'autorise à supposer que les substances susceptibles d'être introduites de l'extérieur dans l'économie des organismes et dont l'action peut être rapprochée de celle des sécrétions internes jouent un rôle dans le déterminisme de ces mêmes caractères.

On sait par exemple que certaines maladies, par le fait des toxines que produisent leurs agents, déterminent des troubles de croissance chez ceux qui les ont contractées ou chez leurs descendants immédiats (syphilis).

A cette catégorie se rattacherait aussi les résultats obtenus par Charrin et Leplay à la suite d'injections de matière intestinale¹.

Les phénomènes que Giard a réunis sous la dénomination de *castration parasitaire* sont d'une interprétation particulièrement difficile. Ceux qu'on observe par exemple chez le *Carcinus mænas* Penn. parasité par la Sacculine

1. Charrin et Le Play : Insuffisance de développement d'origine toxique (origine intestinale) *C. R. Acad. Sc.*, mars 1904. *C. R. Soc. Biologie*, mars 1904.

Charrin et Le Play : Nanisme expérimental, altérations squelettiques. *C. R. Soc. Biologie*, 1904.

Le Play : Les poisons intestinaux, *Thèse Doct. ès Sc.*, Paris, 1906.

semblent être infiniment complexes. Peut-être faut-il y voir les résultats associés de l'action de substances émanant du parasite lui-même, de la suppression de la glande génitale et de sa sécrétion interne, et, enfin, en ce qui concerne les modifications de l'abdomen, les résultats aussi d'une simple action de présence qu'on a peut-être trop négligée¹.

On pourrait aussi rapprocher de ces sortes d'actions celles que paraît produire le fait de la fécondation sur les femelles qui l'ont subie; et, il est possible que ce soit par ce mécanisme qu'il convienne d'expliquer, s'ils sont réels, les faits encore discutés d'imprégnation ou de télégonie.

R. Larger² a été amené à penser que les signes morphologiques de l'acromégalie qu'il attribuait, non pas à l'absence de sécrétion hypophysaire, mais à la dégénérescence pathologique, conséquence des maladies générales, c'est-à-dire à une action de substances introduites de l'extérieur dans l'économie, se retrouvaient parmi les caractères fondamentaux de certains types d'organisation; le Gorille par exemple et le type humain de Néanderthal seraient des acromégamiques héréditaires; il considère même comme tels les Ptérosauriens fossiles et les Proboscidiens.

Il me semble que l'opinion de Larger sur laquelle je reviendrai au livre II de la deuxième partie doive être formellement rejetée, et j'en exposerai les raisons.

1. J'ai signalé que les femelles d'Epinoche (*Gasterosteus gymnurur* Cuv.) à foie infesté de *Trienophorus* sont frappées de stérilité. Ce fait qu'on eût verbalement expliqué par la « *castration parasitaire* » s'éclaire à la lumière des conclusions de Pézard sur l'interaction des glandes génitales et du foie. Voir R. Anthony : Recherches sur le développement de la circulation chez l'Epinoche. *Arch. de Zool. expér. et gén.*, juin 1918.

2. R. Larger : Théorie de la contre-évolution ou dégénérescence par l'Hérédité pathologique. Paris, Alcan 1917.

Quoi qu'il en soit, et ceci est très important, un facteur morphogénique de l'ordre le plus complexe ne peut agir en dernière analyse autrement que mécaniquement. Ainsi, par exemple, lorsque la salure d'une eau augmentant, on voit, au bout de x... générations, le post abdomen des *Artemia salina* L., prendre les caractères du post abdomen des *Artemia Milhauseni* L., le facteur modificateur initial est, peut-on dire, d'ordre chimique, mais la modification chimique du milieu a dû nécessairement aboutir à une action d'ordre mécanique dont les effets sur les éléments de la partie postérieure du corps se traduisent par un non développement des soies caractéristiques de l'*Artemia salina* L.

Cette conception paraît s'imposer par sa logique, puisque l'on ne peut concevoir que tout en somme ne se résolve pas en mouvement. Mais on peut invoquer aussi en sa faveur un certain nombre de faits bien précis qui seraient sans doute plus nombreux si des recherches systématiques avaient été dirigées en ce sens, si l'on s'était efforcé d'analyser tous les cas complexes.

G. Bohn, au cours d'une étude détaillée de l'action de certains poisons, et en particulier de ceux produits par les Algues rouges, sur les Crustacés décapodes marins, a vu que ces poisons déterminaient des spasmes constants de la fibre musculaire, spasmes qui sont à leur tour l'origine de modifications morphologiques importantes des branchies, des antennes, des pattes-mâchoires. A ne considérer que la cause initiale et le résultat, on pourrait dire que l'on est en présence d'une modification d'ordre chimique.

En réalité le facteur chimique a déterminé un fonctionnement particulier des muscles, lequel a modifié à son tour

les conditions mécaniques du développement des branchies et des appendices ¹.

De ce que toute cause intervenant n'agit en dernière analyse que mécaniquement, il s'ensuit que son action s'effectue nécessairement suivant les lois plus générales de la Géométrie. Il est facile de montrer qu'il en est bien effectivement ainsi.

La Gyrencéphalie et la Lobulation rénale sont par exemple des conséquences géométriques rigoureuses de l'action des causes complexes qui les déterminent.

Owen, Leuret, Baillarger avaient observé, que d'une façon générale la gyrencéphalie est en rapport avec le volume cérébral. Et, Baillarger avait même fait cette remarque plus précise que, les volumes des corps semblables étant entre eux comme les cubes de leurs diamètres, tandis que leurs surfaces sont seulement entre elles comme le carré de ces diamètres, il s'ensuit qu'en augmentant de volume un cerveau doit nécessairement se plisser².

Il ne serait point cependant tout à fait exact de dire que la gyrencéphalie soit rigoureusement en rapport direct avec le volume cérébral. On peut en effet faire observer avec Ariens Kappers³ que le gros cerveau du Lamantin est beaucoup moins plissé que les cerveaux exigus de nombreux petits carnassiers, celui de l'Hermine par exemple ; deux cerveaux de volume égal ne présentent pas toujours le même degré de gyrencéphalie : le cerveau du Chat est

1. Voir G. Bohn : Des mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes. *Bull. scientifique de la France et de la Belgique*, t. XXXVI, 1901... et surtout : Quelques vues nouvelles sur le mécanisme de l'évolution. *Bull. scientif. Arcachon*, 1901.

2. *Académie de Médecine*, 15 avril 1845, et *Gazette des Hôpitaux*, 17 avril 1845.

3. C.-U. Ariens Kappers : Cerebral Localization and the significance of Sulci. XVIIth. *Intern. Congr. of Medicine*. London, 1913. *Anatomy and Embryology*.

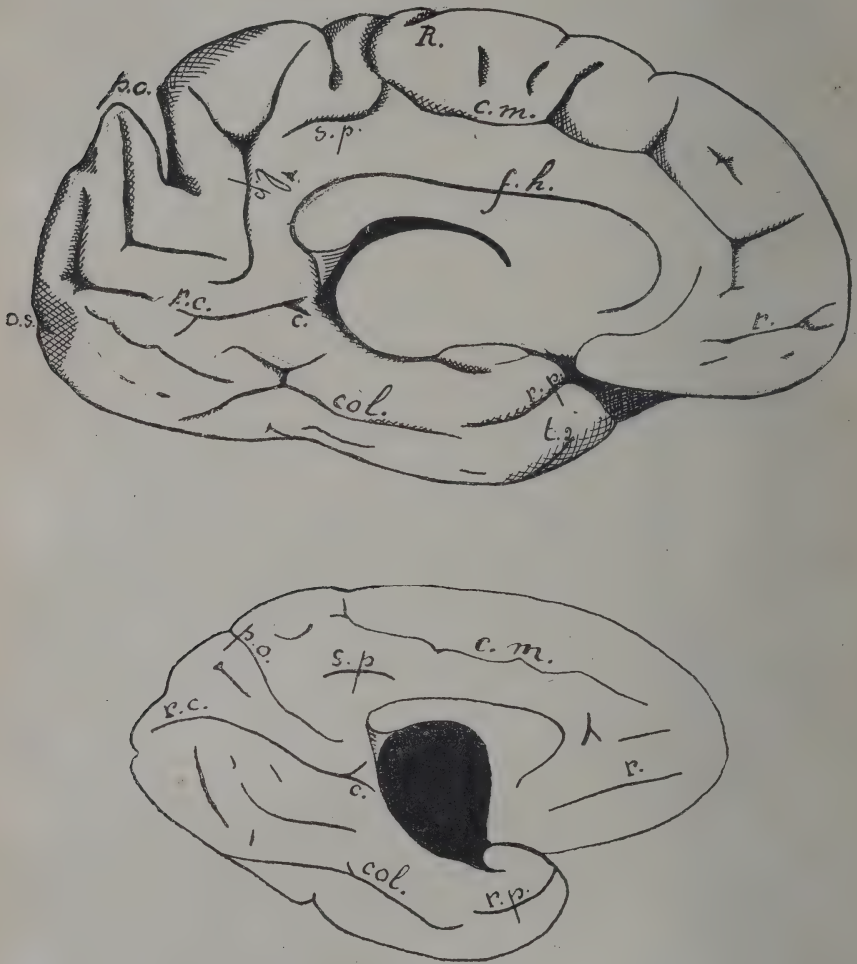


Fig. 29. — Cerveaux d'un Singe anthropoïde de grande taille, Chimpanzé, *Anthropopithecus tshogo* Duv. (Coll. Anat., comp. Mus. d'Hist. nat., n° 1943-99) et d'un Singe anthropoïde de petite taille, Gibbon, *Hylobates* sp.? (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1941-24). Pour montrer l'accroissement de la gyrencéphalie avec la taille. — Hémisphère gauche, face latérale interne. — c. m., Calloso-marginal. — r., Rostral. — s. p., Subpariétal. — p. o., Fosse pariéto-occipitale. — r. c., Retrocalcarine. — c., Calcarine véritable. — Col., Collatéral. — r. p., Rhinale postérieure. — R., Sillon de Rolando. — f. h., Fissure de l'Hippocampe. — l. p., Limitans precuneus. — o. s., Occipital supérieur. — t.₂, Temporal 2. G. N.

plus plissé que les cerveaux de volume égal de certains Rongeurs. Ces anomalies apparentes disparaissent toutefois si l'on se borne à comparer entre eux des cerveaux appar-

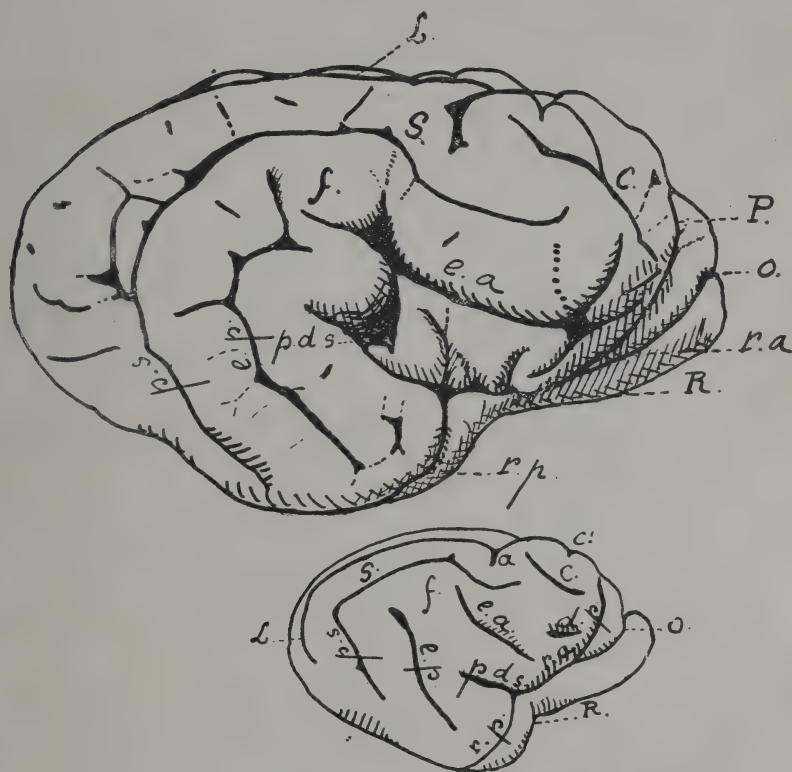


Fig. 30. — Cerveaux d'un Félin de grande taille, Tigre (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1910-414) et d'un Félin de petite taille, Chat domestique (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1912-573). Pour montrer l'accroissement de la gyrencéphalie avec la taille. Hémisphère droit, face latérale externe. — R., Rhinencéphale. — r. a., Rhinale antérieure. — r. p., Rhinale postérieure. — o., Olfactif. — S., Suprasylvia. — P., Presylvia. — p. s., Postsylvia. — e. a., Ectosylvia antérieure. — e. p., Ectosylvia postérieure. — p. d. s., Pseudosylvia. — f., Gyrus félinus. — c., Coronal. — L., Latéral. — c', Crucial. — d., diagonal. Un peu plus grand que nature. — *Revue anthropologique*.

tenant à des Mammifères qui font partie du même groupe naturel. Ainsi, chez les Rongeurs le petit cerveau de la

Souris est lisse alors que le gros cerveau du Cabiai présente déjà d'assez nombreux plissements ; il en est de même chez les Singes, que l'on compare le cerveau d'un Macaque à celui d'un Cynocéphale, le cerveau du Gibbon à celui d'un des trois grands Anthropoïdes, Gorille, Chimpanzé ou Orang. Il en est de même aussi du cerveau du Chat par comparaison avec celui du Tigre ou du Lion.

Pour trancher complètement la question du déterminisme de la gyrencéphalie, il est indispensable de ne pas la séparer de celle du déterminisme du volume cérébral.

On doit à L. Manouvrier¹ dont les études sur ce sujet ont servi de point de départ à tant d'autres travaux la notion que le poids du cerveau, comme par conséquent son volume (réserve faite des variantes que, pour des raisons diverses, peut présenter la densité de la matière cérébrale), dépend :

1° De son degré de développement en tant qu'organe de sa fonction prédominante, le psychisme, c'est-à-dire de ce que l'on appelle la céphalisation du système nerveux central.

2° Du volume somatique.

Notons cependant, et L. Manouvrier ne manque pas de le faire observer, que la quantité encéphalique en rapport avec le psychisme et l'intellect ne saurait être considérée comme absolument indépendante de la masse du corps.

L'augmentation de la surface cérébrale qui accompagne l'augmentation de volume du cerveau se trouve être naturellement plus ou moins grande par rapport à cette dernière suivant que celle-ci est principalement sous la dépen-

1. L. Manouvrier : Sur l'interprétation de la quantité dans l'encéphale et dans le cerveau en particulier. *Mém. Soc. Anthropol.* Paris, 2^e série, t. III, 2^e fasc., 1885.

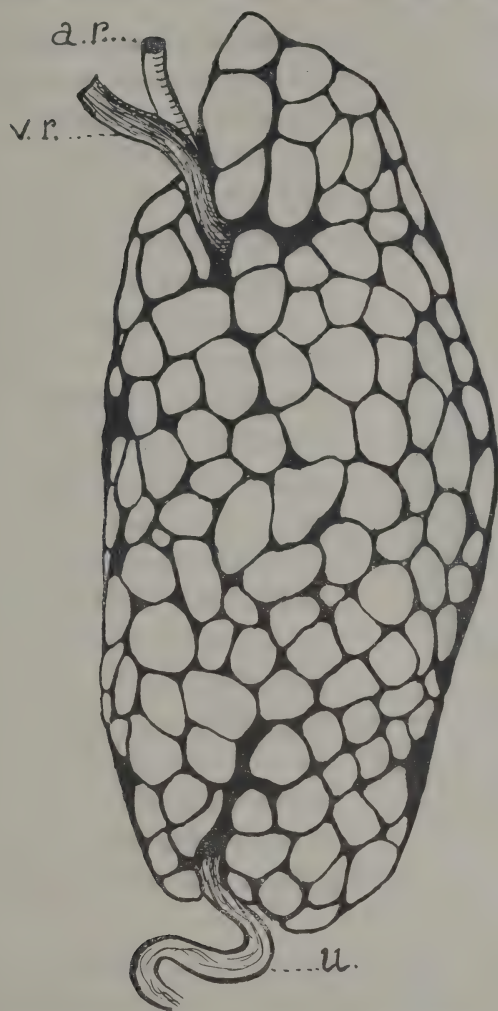


Fig. 31. — Rein gauche de Cétacé (Dauphin, *Delphinus delphis* L.); type de rein divisé. (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1915-62). — *a. r.*, Artère rénale. — *v. r.*, Veine rénale. — *U.*, Uretère. $\frac{3}{4}$ de G. N. Il convient de remarquer que chez le Dauphin, comme chez tous les Cétacés, le hile rénal est dissocié : l'artère rénale et la veine rénale principale abordent le rein à son extrémité antérieure ; l'uretère en sort à l'extrémité postérieure et sur la face ventrale. La Loutre présente une ébauche de cette disposition.

dance de la spécialisation intellectuelle ou de l'accroissement de volume du corps.

On conçoit en effet que, lorsque l'intellectualité augmente, ce qui, dans le cerveau, doit augmenter le plus ce sont les fibres d'association ; n'allant que de cellule corticale à cellule corticale, elles entrent pour une quantité moindre dans l'accroissement du volume cérébral que les fibres de conduction dont la multiplication est au contraire en rapport avec le volume somatique.

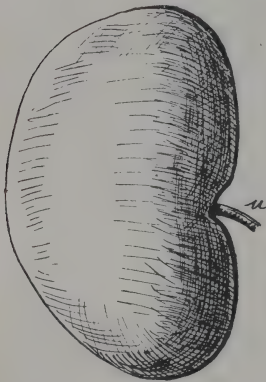


Fig. 32. — Rein droit de Caranassier fissipède (Chacal) ; type de rein non divisé. (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1909-483). — u., Urètre. G. N.

Et ainsi peut-on s'expliquer comment il se fait que le gros cerveau du Lamantin soit moins plissé que le petit cerveau de l'Hermine. Son gros volume serait surtout en rapport avec la masse somatique du Lamantin et, vraisemblablement, sa lissencéphalie avec un faible développement des fibres d'association. Si cette hypothèse est exacte, on doit pouvoir établir en effet que de deux cerveaux de même volume et appartenant à des animaux d'espèce différente le plus

plissé contient plus de fibres d'association que le moins plissé.

Le problème du déterminisme de la lobulation rénale est exactement du même ordre que celui du déterminisme de la gyrencéphalie. Cependant il est moins complexe.

Quelques Mammifères appartenant aux groupes les plus divers présentent à l'état adulte une lobulation rénale comparable à celle que l'on constate à l'état foetal chez l'Homme, le Cheval, par exemple, et qui semble devoir exister aussi dans beaucoup d'autres espèces.

Ce sont notamment les Ours, la Loutre, les Cétacés

dont les lobules rénaux, correspondant chacun à une pyramide malpighienne, c'est-à-dire à un rein élémentaire (rénicule), sont bien individualisés, sans bassinnet commun. Dans le rein droit d'une loutre de France j'ai compté 12 rénicules ; il n'y en a pas beaucoup plus dans le rein de l'Ours des cocotiers. Chez ces animaux, les lobules rénaux ne sont disposés qu'en une seule assise. Chez les Cétacés où ils sont beaucoup plus nombreux [474 chez un *Mésoplodon* (de la famille des *Ziphiidae*) ; 459 chez un *Delphinus delphis* L ; 3.000 à 4.000 chez un *Balenoptera musculus* L, d'après Beauregard et Boulart]¹, ils comportent plusieurs assises.

Les Carnassiers pinnipèdes, c'est-à-dire les Phoques, les Morses et les Otaries ont également un rein divisé ; mais si, chez les Phoques, la division est complète, elle est imparfaite chez les Otaries, en ce sens que les lobules rénaux de ces animaux, bien qu'ils soient nombreux et disposés en plusieurs assises comme chez les Cétacés, restent soudés par une partie de leur surface. Owen² dit que le rein du Morse comprend 300 à 400 lobules.

Le rein du Bœuf est également un rein incomplètement divisé comportant 25 à 30 lobules suivant les cas, et, il en est de même de celui des Éléphants³.

Daudt⁴ qui repousse avec raison l'explication qui consisterait à dire que c'est une persistance d'un état fœtal (car il faudrait alors exposer les causes susceptibles de faire qu'un état fœtal persistât) voit dans la lobulation rénale

1. Beauregard et Boulart : Recherches sur les appareils génito-urinaires des Balénides. *Journ. de l'Anat. et de la Physiologie*, 1882.

2. R. Owen : The Anatomy of Vertebrates. London, 1868, vol. III, page 608.

3. Voir Aug. Pettit : Sur le rein de l'Éléphant d'Afrique. *Arch. de Zool. expér. et génér. Notes et revues*, 1907.

4. Daudt : Beitrag zur Kenntniss des urogenital Apparatus der Cetaceen. *Iena'sches Zeitschr. f. Naturwiss.*, 1898.

un caractère d'adaptation au régime carnivore en milieu aquatique. On ne saisit pas pourquoi le régime carnivore entraînerait la lobulation du rein plus que le régime herbivore. En outre, à ne considérer que le milieu aquatique, si certains faits paraissent bien de nature à faire penser qu'il y a entre la vie aquatique et la lobulation du rein un certain rapport, d'autres faits empêchent de considérer cette condition comme, au moins à elle seule, suffisante : le Castor et le Desman des Pyrénées par exemple, Mammifères aquatiques (le second étant de plus carnassier en sa qualité d'Insectivore) ont un rein non divisé. Et, il en serait de même du Dugong qui se différencierait à cet égard du Lamantin¹, et, d'après Steller, de la Rhytine dont les reins seraient au contraire lobulés au moins en surface.

On ne peut soutenir d'autre part que les Ours, même si l'on fait état du *Thalassarctos maritimus* Desm. (Ours blanc), les Bœufs et les Éléphants soient des animaux aquatiques.

La lobulation rénale exprime une augmentation de la surface sécrétante du rein, en d'autres termes du nombre des glomérules de Malpighi, comme la gyrencéphalie exprime une augmentation de la surface néopalléale, en d'autres termes du nombre des cellules de l'écorce².

Elle dépend évidemment :

1° De l'ensemble des conditions qui augmentent la sécrétion urinaire comme l'habitat sous de froids climats, la vie

1. Voir J. Murie : On the form and structure of the Manatee. *Trans. of the Zool. Soc. of London*. Vol. VIII, 1874.

2. Notons qu'il serait tout à fait désirable que l'on put (mais je conçois difficilement les voies et moyens pratiques d'une telle recherche) compter comparativement le nombre des glomérules par exemple dans le rein divisé d'un Carnassier pinnipède, et dans le rein indivis d'un Carnassier fissipède. On peut en tout cas affirmer, et cela résulte de mes observations personnelles, que pour un secteur comparable, la densité numérique des glomérules est plus élevée dans un rein divisé que dans un rein indivis.

dans un milieu aquatique lequel constitue une ambiance de basse température, l'absence (en rapport avec des causes variées et qui ne sont pas à examiner ici) de glandes sudoripares, facteur sur lequel Daudt a bien eu raison d'insister. On sait en effet qu'il y a un balancement très net entre la sécrétion sudorale et la sécrétion urinaire, cette dernière étant plus forte en hiver.

2° Du volume somatique qui est à vrai dire une des conditions de l'ordre de celles énumérées dans la catégorie précédente.

Il est hors de doute que les causes qui déterminent l'augmentation de la surface sécrétante du rein déterminent aussi en quelque mesure une augmentation du volume de cet organe.

En vertu de la loi géométrique invoquée par Baillarger à propos du cerveau, lorsque sous l'influence, ou bien, de ce que l'on peut appeler les conditions urinaires, ou bien simplement de la masse du corps qui est aussi une condition urinaire, le rein augmente de volume, la lobulation rénale s'établit. Elle sera d'autant plus accusée parmi des animaux dont les conditions urinaires énumérées sous la rubrique (1°) sont comparables que le volume somatique sera plus grand, et, parmi des animaux de même volume somatique que ces conditions urinaires seront plus accusées.

Ainsi par exemple : le rein du Mouton n'est pas lobulé, celui du Bœuf, ruminant beaucoup plus gros, est lobulé. Chez les Cétacés, les conditions urinaires très accusées (vie dans l'eau, absence de glandes sudoripares, fait invoqué par Daudt qu'en se nourrissant les Cétacés avaient nécessairement une certaine quantité d'eau de mer) amènent la

1. Daudt : *Loco citato*.

lobulation rénale pour un volume somatique inférieur à celui qui l'accompagne chez les Ruminants. Tous les Cétacés, si petits soient-ils, ont le rein lobulé. Mais le rein du Dauphin, Cétacé de taille relativement réduite, ne présente que quelques centaines de lobules, alors que d'après Beauregard et Boulart ¹ celui du *Balænoptera musculus* L. en compterait plus de 3000. Si le rein de l'Éléphant est lobulé, c'est sans doute à la fois à cause du grand volume somatique de cet animal et des caractères particuliers de sa peau dépourvue, comme l'on sait, de glandes sudoripares ². Un Pinnipède, Carnassier aquatique, a un rein lobulé alors qu'un Canidé et un Féliné de même poids ont le rein compact et indivis.

Il me semble que si le cas des Ours est inexplicable c'est probablement parce que l'on connaît mal encore les conditions urinaires de ces animaux.

En tous cas, la taille très exiguë des Desmans, insectivores aquatiques, suffit à expliquer la non lobulation de leur rein qui est même élémentaire comme celui de tous les Mammifères de petite taille d'une façon générale ³.

En résumé, on voit nettement que les causes complexes qui agissent dans l'augmentation de la surface corticale du cerveau ou dans celle de la surface sécrétante du rein produisent leurs résultats conformément aux lois générales de la Géométrie.

1. Beauregard et Boulart : *Loco citato*.

2. Voir au sujet des caractères généraux de la peau de l'Éléphant : H. Neuville : Du tégument des Proboscidiens, *Bull. Mus. d'Hist. naturelle*, n° 6, 1917.

3. Voir au sujet du déterminisme de la gyrencéphalie et de la lobulation rénale R. Anthony. C. R. Académie des Sciences, 15 déc. 1919.

CHAPITRE IX

LES PROCESSUS MORPHOGÉNIQUES ET LEURS ENCHAINEMENTS

Nous appellerons *processus morphogéniques simples* ceux dans lesquels il semble que les causes mécaniques entrent d'emblée en action, et, *processus morphogéniques complexes* ceux qui ne paraissent aboutir qu'en dernière analyse à une action mécanique simple.

Dans les processus morphogéniques simples, le rapport de la cause à l'effet est généralement immédiatement visible.

Par contre, dans les processus complexes, on se rend évidemment compte de ce qu'une modification morphologique donnée est survenue à la suite de l'intervention de tel ou tel facteur, mais ce que l'on ne saisit pas, de prime abord du moins, c'est comment la cause a agi.

Dans ces cas la chaîne est longue : on en tient seulement les deux extrémités, mais les anneaux intermédiaires échappent, sauf dans quelques cas extrêmement rares encore qui ont fait l'objet d'analyses précises, celui étudié par Bohn par exemple et qui a été rapporté plus haut¹.

Il est certain que les progrès des investigations conduiront à restreindre de plus en plus le nombre des cas qui échappent à l'analyse.

1. Voir pages 158 et 159.

On remarque que les Moules situées sur les rochers que la mer ne découvre jamais ont une forme régulière, alors que celles qui vivent fixées à un niveau plus haut, que la mer ne baigne que durant un temps très court à chaque marée, présentent au contraire des formes carénées, tourmentées, et, sont plus petites de taille. Si l'on ne se payait que de mots, on pourrait dire que les modifications que présentent ces dernières sont un effet de l'*anhydrobiose*. En réalité, la petite taille de ces moules paraît en rapport avec le peu de nourriture qu'elles reçoivent; leur forme carénée semble due à la compression réciproque qu'elles subissent dans les fentes de rocher où elles se localisent comme à la recherche de l'humidité.

Nous parvenons donc dans ce cas, et très aisément, à analyser le processus et à saisir les facteurs plus simples qui ont effectivement agi.

Les processus complexes qui, comme celui qui vient d'être cité ne sont accompagnés d'aucune réaction de l'organisme, sont en général ceux dont les enchaînements se prêtent le mieux et le plus facilement à l'analyse. Leur complexité n'est qu'apparente le plus souvent.

Ceux qui sont accompagnés d'une réaction de l'organisme sont beaucoup plus difficiles à analyser.

Le premier anneau de la chaîne qu'il faut dans ce cas essayer de saisir est l'effort qui résulte d'un besoin.

J'ai cité à ce propos l'exemple du mécanisme probable de constitution des siphons chez les Mollusques acéphales cavicoles, et celui des modifications que subit la fente operculaire chez les Poissons téléostéens qui vivent enfouis dans la vase ou dans le sable.

Le problème qui se pose dans ces cas et les cas analogues est de savoir comment et par quel mécanisme une disposi-

tion morphologique permanente a pu succéder à la disposition physiologique transitoire résultant de l'effort.

L'usage, dit-on, développe les organes, alors que la désuétude amène leur régression. Pour les muscles en particulier c'est toujours vrai sans aucune espèce de doute. On sait par expérience que faire fonctionner ses muscles souvent et avec énergie en augmente rapidement le volume. Le manque d'exercice entraîne au contraire leur atrophie dans un temps assez court. On devient athlète par l'exercice, de même que *l'on perd ses muscles* du fait de l'inaction, même en dehors de toute maladie générale pouvant déterminer des troubles de la nutrition. L'exercice d'un métier donné entraîne le développement exagéré de certains muscles particuliers.

Mais, comment, dans ces cas, l'usage ou le manque d'usage agit-il ? Pour résoudre ce problème et tous les problèmes analogues on fait appel à l'excitation fonctionnelle dont la conception a été développée par W. Roux et les biologistes de son école. Cependant l'excitation fonctionnelle aurait besoin d'être expliquée elle-même. Actuellement ce n'est encore qu'un mot.

LIVRE III

LA MORPHOGÉNIE ET SES MÉTHODES

CHAPITRE X

DÉFINITION ET SUBDIVISIONS DE LA MORPHOGÉNIE

Je donnerai ici au mot morphogénie le sens suivant : La morphogénie est l'ensemble des investigations qui tendent à l'explication des faits morphologiques. Son objet est de rechercher non pas comment dans quelque cas particulier ces faits se sont établis, mais comment ils ont pu s'établir. Par conséquent, le mot morphogénie dans le sens où je l'entends ne peut servir à désigner l'ensemble des recherches qui tendent à mettre en évidence le mécanisme des faits de développement individuel. Ces recherches font véritablement partie du domaine de l'Embryogénie ; on peut même dire qu'elles la constituent tout entière. Morphogénie n'est donc point ici un terme parallèle à celui de Physiogénie que nous avons employé ailleurs.

Il ne paraît pas qu'il soit utile de se demander quels furent les premiers morphogénistes, tant il est vrai que tous ceux qui, depuis et y compris Lamarck, ses précurseurs eux-mêmes, se sont efforcés de pénétrer le déterminisme des

faits morphologiques ont fait par cela même œuvre de morphogénistes.

On a désigné la Morphogénie sous différents noms. C'est ainsi que Yves Delage s'est servi du terme *Biomécanique* ; P. Carnot¹ a proposé le mot *Mécanomorphose*, F. Houssay² l'expression *Morphologie dynamique* qui prêterait à confusion. Il me semble que l'on doit préférer à toutes ces désignations³ celle de Morphogénie qui leur est antérieure : on la trouve déjà sous la plume de Durand de Gros⁴ qui n'était peut-être pas le premier à l'employer dans le sens précis où je l'emploie moi-même.

De même que la Morphologie qui en est en quelque sorte la matière, la Morphogénie se laisse subdiviser en un certain nombre de branches susceptibles aussi d'être hiérarchisées suivant la complexité croissante de leur objet.

Morphogénie des composés organiques (ici le mot *morphogénie* est pris, dans un sens extensif).

Morphogénie des éléments (ou histoplastie) et des tissus.

Morphogénie des organes ou Organoplastie.

Morphogénie de l'organisme dans son ensemble ou Zooplastie (s'il s'agit d'animaux).

Chacune de ces branches correspond respectivement à une branche de la Morphologie avec laquelle elle fait corps.

On doit d'ailleurs considérer que la Morphogénie entre à

1. P. Carnot : Les bases de la Kinésithérapie et les lois de la Mécanomorphose. *Bibliothèque de Thérapeutique*. Paris. J.-B. Baillière, 1909.

2. F. Houssay : La morphologie dynamique. Paris, 1910. F. Houssay a fondé en 1910 un recueil de Morphogénie sous le titre de *Collection de Morphologie dynamique*. Librairie scientifique A. Herman et fils, Paris.

3. G. Bonnier (Le monde végétal. Paris, E. Flammarion, 1907) réunit les expériences de Morphogénie sous la dénomination de Transformisme expérimental.

4. Durand de Gros : Les origines animales de l'Homme. Paris, Germer Baillière, 1871.

vrai dire dans la compréhension de la Morphologie suivant le sens que l'on donne généralement à ce terme. Ce n'est qu'en poussant l'analyse qu'on peut distinguer deux parties dans cette dernière : l'une la Morphologie proprement dite qui concerne la récolte des faits, l'autre la Morphogénie qui répond aux efforts que l'on tente pour les expliquer. Sans la Morphogénie, la Morphologie *sensu stricto* ne pourrait être regardée que comme une étape préliminaire de la science, puisque, en elle-même, elle ne comporte aucune explication. Et ceci peut être dit de toute branche distinguée de la connaissance scientifique : on peut toujours parvenir à séparer par la pensée la récolte des faits de leur synthèse.

La première branche de la Morphogénie a été jusqu'à ce jour peu étudiée. On manque des moyens indispensables pour l'aborder utilement.

Dans la seconde M. Retterer par exemple s'est acquis en France par ses propres travaux et ceux qu'il a inspirés la place prédominante d'un chef d'école.

La troisième et la quatrième enfin ont fait l'objet de nombreuses investigations à propos desquelles un fait intéressant est à noter. Les zoologistes de formation et de carrière (et les paléontologistes aussi comme Dollo, Abel et Lull par exemple) se sont attachés et s'attachent surtout à l'étude de la Zooplastie¹. C'est par elle aussi peut-on dire que la tendance d'esprit morphogénique s'est définitivement instituée avec Lamarck.

Les biologistes de formation anatomique (et, de nos jours, en France tout au moins, par la faute des Facultés de Sciences, on délaisse à ce point l'Anatomie que la forma-

1. Cope, Osborn, Gregory, paléontologistes pourtant, sont cependant aussi, et plus particulièrement le dernier, des organoplasticiens.

tion anatomique exige presque le passage par les Facultés de Médecine) furent et sont surtout des organoplasticiens : Durand de Gros, J. Guérin, Marey, Manouvrier par exemple, Ollier d'une façon indirecte, pour ne citer que des noms français.

Il est évident que les deux points de vue ont un égal intérêt, mais, on ne saurait nier que le point de vue organoplastique commande nécessairement le zooplastique, la Zooplastie ne pouvant être qu'une synthèse d'organoplasties.

Notons enfin que le morphogéniste, quel que soit le sujet particulier de ses investigations, ne doit point viser uniquement à l'explication des caractères morphologiques de l'adulte.

L'objet intégral de la morphogénie est la recherche du déterminisme de toutes les dispositions qui caractérisent les différents âges de la vie depuis son début jusqu'à sa fin.

Cet objet se poursuit soit par la méthode d'observation, soit par la méthode expérimentale.

CHAPITRE XI

LA MÉTHODE D'OBSERVATION EN MORPHOGÉNIE

§ 1. — OBSERVATION DES FAITS DE DÉVELOPPEMENT

L'observation des faits de développement, ou d'une façon plus large celle des modifications de forme subies au cours de la vie individuelle, peuvent, en permettant de surprendre les causes actuelles sur le fait de leur action, et de déduire ainsi les causes antérieures dont les résultats fixés apparaissent en dehors de leur action même, conduire à un certain degré de compréhension des processus de la morphogénie.

A cette méthode d'investigation se rattache un grand nombre des recherches de W. Roux et de son École.

Mais les auteurs de l'Ecole de Roux semblent avoir trop souvent borné leurs observations aux tout premiers stades du développement embryonnaire, s'occupant surtout du mécanisme de l'action des causes actuelles dans l'architecture cellulaire ; ils ont trop négligé la morphogénie des organes et de la forme d'ensemble.

Comme exemple d'application de la méthode d'observation des faits de développement, je me bornerai à citer le suivant... Chez un jeune chien ou, d'une façon plus générale, chez un jeune carnassier les muscles crotaphytes sont peu développés, distants l'un de l'autre sur la ligne médiane

tout comme chez l'homme adulte. On constate aussi que

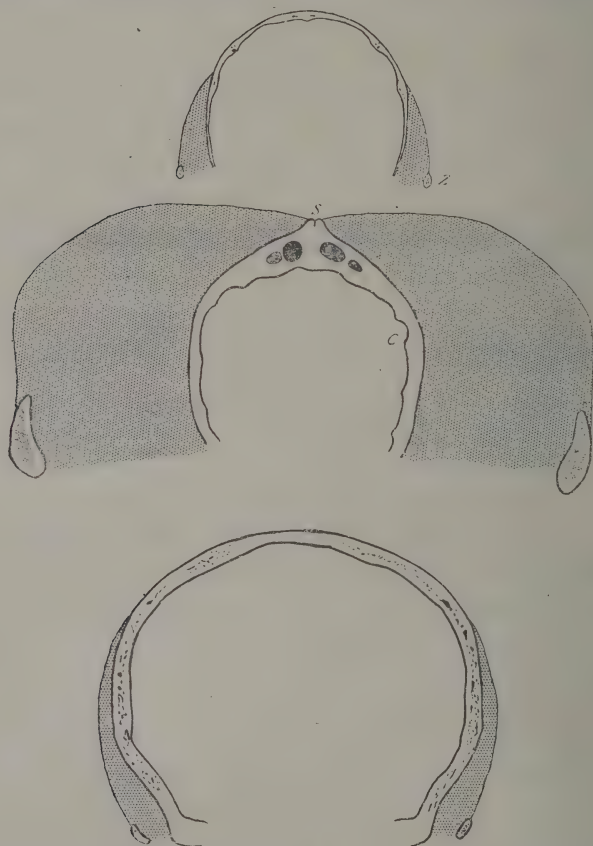


Fig. 33. — Schémas représentant la coupe coronale, en haut d'un crâne de jeune Carnassier (chien de très grande taille), au milieu d'un crâne de Carnassier adulte (chien de grande taille), en bas d'un crâne d'Homme adulte. — z., Coupe de l'arcade zygomatique. — Les muscles temporaux (crotaphytes) sont indiqués en grisé. Chez le jeune Carnassier et chez l'Homme adulte où les muscles temporaux sont distants sur la ligne médiane il n'y a pas de crête sagittale cranienne; il en existe une au contraire (S.) chez le Carnassier adulte où les muscles temporaux se rejoignent sur la ligne médiane. Observer que les impressions des circonvolutions cérébrales (c.) à l'endocrâne sont infiniment moins marquées chez le jeune Carnassier et surtout chez l'Homme adulte que chez le Carnassier adulte.

l'endocrâne de la voûte ne présente que des impressions cérébrales peu nettes. A mesure que les muscles se déve-

loppent pour finir par enserrer complètement le crâne et que le cerveau augmente de volume, les impressions endocraniennes augmentent parallèlement de netteté et de profondeur¹.

On peut se baser sur ces faits pour essayer de conclure que la pression des muscles temporaux et l'expansion du cerveau sont les causes des impressions endocraniennes là où elles existent, leur absence ailleurs devant semblablement être due à l'absence de ces conditions.

§ 2. — OBSERVATION DES FAITS D'ANATOMIE COMPARÉE

Lorsque l'on remarque que tout animal qui possède des muscles crotaphytes considérables présente sur l'endocrâne de la voute des empreintes de circonvolutions dont on ne remarque pas la présence chez les animaux à crotaphytes réduits, lorsque l'on observe de plus que ces empreintes sont d'autant plus profondes que les crotaphytes sont plus considérables, au point de paraître même sur la table externe du crâne, chez certains Mustélidés par exemple (voy. fig. 40), on peut supposer qu'il y a vraisemblablement un rapport de cause à effet entre le développement des muscles temporaux d'une part, la présence et la profondeur des empreintes cérébrales endocraniennes d'autre part. (Voy. R. Anthony² et G. Schwalbe³.)

1. Voir à ce sujet : R. Anthony : Ouvrages cités dans le paragraphe suivant, à cette même page, note 2.

2. R. Anthony : Introduction à l'étude expérimentale de la morphogénie. Modifications craniennes consécutives à l'ablation d'un crotaphyte chez le chien et considérations sur le rôle morphogénique de ce muscle. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 1904. *Journal de Physiol. et de Pathol. générales*, 1903. *Congrès Assoc. française. Av. des Sc.*, Grenoble, 1904. Note préliminaire in *C. R. Soc. Biologie*, 1902.

3. G. Schwalbe : Über die Beziehungen zwischen Innenform und Aussenform des Schädels. *Deutsch. Arch. f. kl. Med.*, 1902.

De même, lorsque l'on remarque que chaque fois qu'un muscle, dans quelque organisme que ce soit, est croisé par un autre muscle qui le comprime d'une façon effective sur un plan résistant, il est à un degré quelconque transformé en tendon dans la région comprimée, et rien que dans cette région, on peut penser que tout se passe comme si la compression était un facteur de la tendinification des muscles¹.

Dans les deux cas qui viennent d'être cités, l'observation et la comparaison seules des faits morphologiques paraissent, dans une certaine mesure, pouvoir conduire à déceler les causes morphogéniques possibles.

Comme on le voit par ces exemples, les investigations de morphogénie, même lorsqu'on use seulement de l'observation pure et simple, nécessitent la connaissance approfondie non seulement de la Morphologie, de l'Embryologie au sens étroit des mots, mais encore de la Physiologie; la tâche du morphogéniste sera de synthétiser les données de ces trois disciplines.

Il s'apercevra souvent alors que les faits connus d'Anatomie, de Physiologie ou d'Embryologie l'éclairent peu ou même parfois ne l'éclairent pas du tout. Il lui faudra faire pour son propre compte des constatations anatomiques et physiologiques, et, tel détail qui aura échappé au descriptif pur, au collecteur de faits, ou qu'il aura négligé comme étant sans importance, le morphogéniste le découvrira et saura l'interpréter avec le sens spécial que lui donne son idée directrice.

1. R. Anthony : Du rôle de la compression et de son principal mode dans la genèse des tendons chez les Mammifères et les Oiseaux. — Adaptation des muscles des Mammifères et des Oiseaux à la compression ; différents degrés et nouveaux exemples. *C. R. Soc. Biologie*, 1902.

CHAPITRE XII

LA MÉTHODE EXPÉRIMENTALE EN MORPHOGÉNIE

§ 1. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

La méthode d'observation employée seule en Morphogénie peut déjà conduire à de sérieuses présomptions ; l'emploi de la méthode expérimentale permet d'y poursuivre l'objectif de la science avec plus encore de probabilités de succès.

Parmi les anciens auteurs qui eurent l'idée d'appliquer la méthode expérimentale à la recherche du comment en statique biologique, il convient de citer, au moins pour mémoire, le nom de F. Bacon qui, dans sa *Nova Atlantis*, décrit un peuple fictif auquel il prêtait une civilisation idéale. Dans leur palais de Salomon, les Atlantes étudiaient expérimentalement les variations des organes et des organismes. Hunter, (ses expériences relatives à l'influence du régime alimentaire sur la morphologie du tube digestif sont connues de tous et en ont inspiré beaucoup d'autres) qui aurait rendu, en le soumettant à un régime granivore, le gésier d'un Goëland (*Larus tridactylus* L.) comparable à un gésier de Pigeon est sans doute un des premiers morphogénistes expérimentateurs.

Plus près de nous il convient également de citer le nom de Fick¹ dont les recherches expérimentales sur les circonstances déterminantes de la forme du crâne chez les Mammifères datent de 1857, et celui de Gudden² (1871). Mais celui qui précisa le mieux les méthodes de la morphogénie expérimentale et montra sa grande portée me paraît être Marey. Les paroles qu'il prononça à ce sujet en 1873³ méritent d'être rapportées.

« Saisir sur le fait, dit-il, une de ces transformations, montrer qu'elle se produit toujours d'une certaine manière dans une circonstance déterminée, telle est la première démonstration à fournir... »

« Il appartient, disait-il encore⁴, à la jeune génération de développer cette branche nouvelle de la science : la morphogénie expérimentale. »

Au surplus, il prêchait d'exemple et sa mémorable expérience de la résection partielle du calcanéum chez le lapin⁵, sur les résultats de laquelle furent définitivement et solidement établies les lois fondamentales de la morphogénie musculaire, démontre surabondamment l'incroyable fertilité des méthodes qu'il préconisait.

La voix de Marey fut malheureusement trop peu écoutée :

1. L. Fick. *Über die Ursachen der Knochenformen Experiment. Untersuchung.* Göttingen, 1857.

Id. *Neue Untersuchungen über die Ursachen der Knochenformen,* Marburg, 1858.

2. Gudden : *Recherches expérimentales sur la croissance du crâne.* Trad. française de A. Forel. Paris, 1876.

3. E.-J. Marey : *La machine animale*, 1873, page 88.

4. E.-J. Marey ; *Des lois de la Morphogénie chez les Animaux.* *Arch. de Physiol. normale et pathologique.* 1^{er} janvier 1899.

5. E.-J. Marey ; *Recherches sur la morphogénie des muscles.* *C. R. Acad. Sc.* Paris, 1887.

Joachimsthall¹, Duerst², Demoor³, moi-même⁴, et quelques rares autres, furent, au début, à peu près les seuls continuateurs de ses méthodes. Mais beaucoup d'autres se sont par la suite engagés dans la voie qu'il avait tracée si merveilleusement.

Il faut se garder de se méprendre sur le sens et la portée des expériences de morphogénie.

Il serait par exemple vain, et, ce que j'ai dit plus haut⁵ des conditions de transmissibilité des caractères acquis permet de s'en rendre compte, d'espérer constituer ainsi des formes nouvelles durables. Cela n'est d'ailleurs pas à rigoureusement parler le but de la Morphogénie.

Lorsque Marey manifestait l'espoir de rendre un jour possible la transmission des caractères dont il déterminait la production il tombait, semble-t-il, dans l'erreur de tous les Lamarckiens de son temps. Le seul but qu'ait à poursuivre le morphogéniste est de provoquer des fluctuations et d'en étudier les résultats : en faisant ainsi intervenir, brutalement sans doute, des facteurs nouveaux sur un organisme ou un organe déterminé, il peut se rendre compte de l'action que des facteurs analogues ont pu avoir au cours des temps, en s'exerçant d'une façon insensible ; degré

1. Joachimsthall : Ueber selbs regulat Vorgange an Muskel. *Zeitschr. f. Orthopäd. Chirurgie*. Bd. IV. Heft 2. Stuttgart, 1896.

Joachimsthall : De l'adaptation spontanée des muscles aux changements de leurs fonctions. *C. R. Acad. Sc.* 20 avril 1896.

2. Duerst : Voir notamment Experimentelle Studien uber die Morphogenie des Schädels des Cavicornia. *Vierteljahrsschrift der Natur f. Gesellsch. in Zurich* 1903, et, Les lois mécaniques dans le développement du crâne des Cavicornes. *C. R. Acad. Sc.* 3 août 1903.

3. Demoor : La plasticité organique du muscle, de l'os et de l'articulation. *Bul. Acad. roy. de Méd. de Belgique*, 25 avril 1903, et, *Publications de l'Institut Solvay, Travaux du laboratoire de Physiologie*, t. V. Fasc. 3.

4. R. Anthony : *Locis citatis*.

5. Voir pages 84 et suivantes, 102 et suivantes.

d'amplitude à part, il reproduit des fluctuations comparables à certaines des variations initiales qui ont pu donner naissance aux caractères qu'il constate et qu'il veut expliquer.

Enfin, il n'est pas inutile peut-être de rappeler que le morphogéniste expérimentateur, employant nécessairement la méthode essentielle des sciences biologiques, raisonne aussi par analogie lorsqu'il veut essayer de découvrir les lois du déterminisme morphologique. Au cours d'une expérience récente à laquelle j'ai déjà fait allusion, mais dont je relaterai plus loin les détails, j'avais réussi à provoquer chez un chien, en pratiquant l'ablation précoce des dents, l'ébauche des caractères craniens qui distinguent, aussi bien dans le groupe des Edentata ou Edentés vrais d'Amérique que dans celui, hétérogène il est vrai, des Effodientia de l'Ancien Monde (Oryctéropes d'une part et Pangolins de l'autre), les formes absolument dépourvues de dents de celles qui en possèdent encore¹. J'avais en somme déterminé chez un chien des caractères convergeant vers ceux qui distinguent les Fourmiliers des Paresseux, les Pangolins des Oryctéropes; et, raisonnant par analogie, je supposais que, chez ces derniers, les mêmes causes que celles que j'avais fait intervenir chez le chien avaient pu, au cours de la phylogénie, produire les mêmes effets. Peu après je me trouvais un jour en compagnie d'un savant paléontologiste de passage à Paris auquel je m'efforçais d'exposer le sens de cette expérience dont il connaissait déjà la relation publiée dans les Comptes rendus de l'Académie².

« Mais, il y a loin, me disait-il, des Carnassiers aux Edentés » s'étendant longuement alors, pour me convaincre

1. Voir R. Anthony : Les conséquences morphologiques de l'absence de dents chez les Mammifères. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, Mars-avril 1914.

2. C. R. Académie des Sciences, 20 oct. 1913.

de ce dont je ne doutais plus que lui, sur l'état actuel de nos connaissances relatives à la phylogénie probable des Canidés d'une part, des Edentés américains de l'autre. Oubliant que l'objet de toute science est la recherche des causes possibles des phénomènes constatés, ce biologiste, avisé pourtant, ne reconnaissait plus en Biologie les méthodes fondamentales de la Science.

On pourrait se baser sur la distinction précédemment faite¹ des processus morphogéniques simples où les causes mécaniques agissent d'emblée et des processus morphogéniques complexes où elles ne paraissent agir qu'à la suite d'un long enchaînement pour reconnaître aussi deux catégories d'expériences morphogéniques : celles qui visent à pénétrer les résultats des processus simples et celles qui tendent à l'explication des processus complexes ; celles-ci nous permettant seulement d'obtenir un résultat sans nous donner le plus souvent la possibilité d'apercevoir comment nous y sommes parvenus.

Quand on expérimente en effet sur des processus morphogéniques complexes, en raison de l'imperfection et de l'insuffisance actuelle de nos connaissances de fait, on travaille en quelque sorte dans la nuit, et, dans la plupart des cas, à moins que l'on ne reproduise des expériences déjà faites, on ne peut à l'avance se faire aucune idée du résultat qu'on obtiendra.

Toutes les expériences concernant l'action possible de la salinité, de la lumière, de la chaleur, de la sécheresse, de l'humidité, etc., etc... sur la morphologie générale des organismes, celle de l'alimentation sur la morphologie

1. Voir pages 169 et suivantes.

particulière du tube digestif entrent dans cette catégorie.

Dans ces cas et dans tous les cas analogues, on n'a pu quand on a commencé à expérimenter, prévoir le résultat précis qu'on obtiendrait, et, il a même été le plus souvent bien difficile de l'analyser après coup.

Quand on expérimente au contraire sur des processus morphogéniques simples, on vise le plus souvent à contrôler, à affermir, des conclusions posées d'avance d'après les données de l'observation.

Au point de vue chronologique, l'expérimentation sur les processus complexes a précédé celle sur les processus simples, et, cela, parce que pour concevoir une analyse possible il faut déjà posséder une somme de connaissances importante.

L'expérimentation sur les processus complexes a pour grand intérêt de poser des problèmes, de proposer des solutions dont l'avenir fournira l'analyse et ainsi de débayer peu à peu le chemin difficile de la science.

§ 2. — EXPOSÉ DE QUELQUES EXPÉRIENCES MORPHOGÉNIQUES

Je n'insisterai pas ici sur les expériences très démonstratives pourtant de Packard sur l'action de la lumière chez les Protées et les *Gammarus* des cavernes, sur celles de Standfuss et de Weismann sur l'action de la température chez divers Papillons, sur celles de nombreux botanistes mettant en évidence le rôle morphogénique de la lumière, de l'humidité ou de la sécheresse, de la nature du sol, du milieu aquatique, du climat chez les végétaux¹. On est forcément obligé de faire un choix.

1. Pour la relation détaillée de ces expériences morphogéniques, voir le volume intéressant de G. Bonnier : *Le monde végétal. Bibliothèque de Philosophie scientifique*. Paris, E. Flammarion, 1909.

Je me bornerai à exposer, très succinctement d'ailleurs, quelques expériences moins connues peut-être dans l'analyse de leurs détails.

*Expériences sur les modifications
morphologiques produites par le régime alimentaire.*

La nature des aliments influe sur la coloration des téguments. Elle influe aussi sur la morphologie du tube digestif.

On sait par exemple que les Mammifères exclusivement herbivores possèdent un long tube digestif et que les Carnivores en possèdent au contraire un très court. Le grand développement de l'intestin des Herbivores serait pour P. Revilliod un résultat de l'action mécanique permanente des résidus insolubles de la nourriture végétale¹.

L'alimentation granivore est chez les Oiseaux en rapport avec la présence d'un gésier fortement musclé qui l'est au contraire très peu chez ceux qui se nourrissent de chair (voir fig. 34).

Hunter nourrissant pendant un an un Goëland (*Larus tridactylus* L.) exclusivement avec des graines, observa un épaissement des parois du gésier qui rapprochait cet organe de celui d'un Oiseau normalement granivore². Des expériences analogues ont souvent été reprises. Ménétré par exemple atteignit le même résultat chez l'Effraie (*Strix grallaria* Spix), et, Holmgren, dans une contre-expérience,

1. P. Revilliod : Influence du régime alimentaire sur la croissance et la structure du tube digestif. *Revue Suisse de Zoologie*, t. XVI, 1908.

2. Edmondstone, cité par Housay, admet que, chez le *Larus tridactylus* L., la structure de l'estomac se modifie spontanément sous l'influence de l'alimentation suivant les saisons. Aux Shetlands, le gésier des Goëlands s'accroît et diminue chaque année suivant qu'ils se nourrissent de graines pendant la belle saison ou de poissons en hiver.

rendit comparable à un gésier de carnivore le gésier d'un Pigeon qu'il nourrissait de viande¹.

Enfin, en ces dernières années, en soumettant des Poules

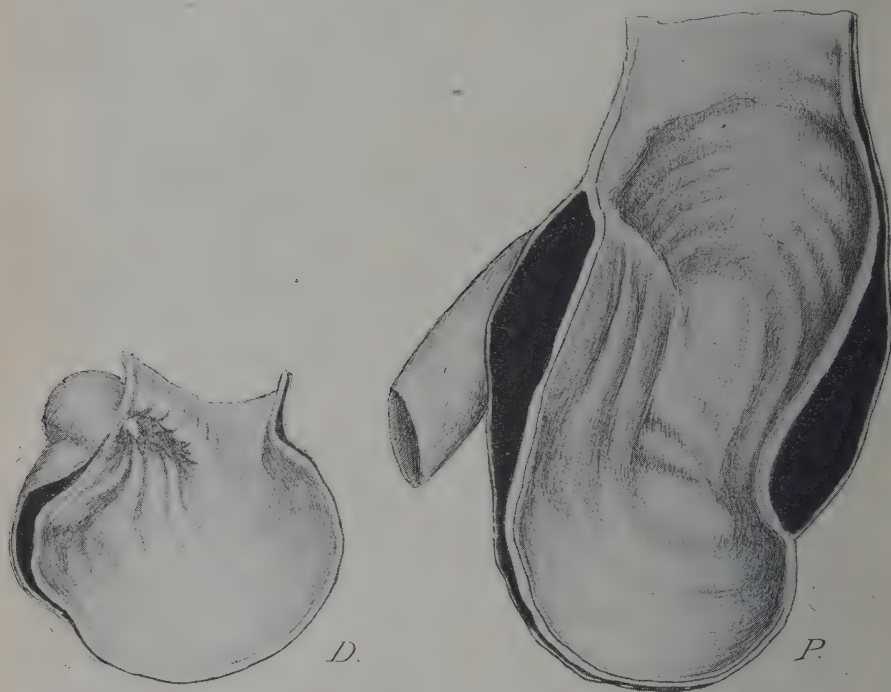


Fig. 34. — Coupe du gésier. — D., chez le Grand Duc, oiseau carnivore (Coll. Anat., comp. n° 1914-50). — P., Chez le Paon, oiseau granivore (Coll. Anat., comp. n° 1914-228). La couche musculaire du gésier, très développée chez le Paon, très réduite au contraire chez le Grand Duc, est indiquée par une teinte noire homogène. G. N.

à un régime carné exclusif et au cours de plusieurs générations, Houssay² est parvenu à modifier non seulement le

1. G. Brandes cependant (Ueber den vermeintlichen Einfluss veränderter Ernährung auf die Structur des Vogelmagens. *Biol. Centralblatt*, t. XVI, 1896), reprenant les expériences d'Holmgren, aurait obtenu un résultat contradictoire. Houssay expose quelle fut, à son sens, l'erreur qu'il commit dans l'interprétation de ses résultats.

2. F. Houssay : Variations expérimentales. Etudes sur six générations de Poules carnivores. *Arch. de Zoologie expérimentale et générale*, mai 1907.

tube digestif mais même la plupart des organes. Les modifications subies par le bec sont intéressantes à rapporter.



Fig. 35. — Estomac composé du *Globicephalus melas* Traill (Cétacé de la famille des Delphinidés). En haut et à gauche, œsophage ouvert se continuant par une première poche, très spacieuse, également ouverte, et qui en est comme un diverticule. En haut et à droite, on aperçoit le contour arrondi d'une deuxième poche très musculeuse communiquant avec la première et qui paraît physiologiquement correspondre au gésier des Oiseaux. En bas et à droite, la terminaison de l'estomac se continuant avec l'intestin.

Les Poules carnivores ont un bec crochu comme les

Oiseaux de proie, et l'auteur interprète ce résultat de ses expériences de la façon qui suit et qui semble en effet très plausible. C'est en prenant leur nourriture sur le sol

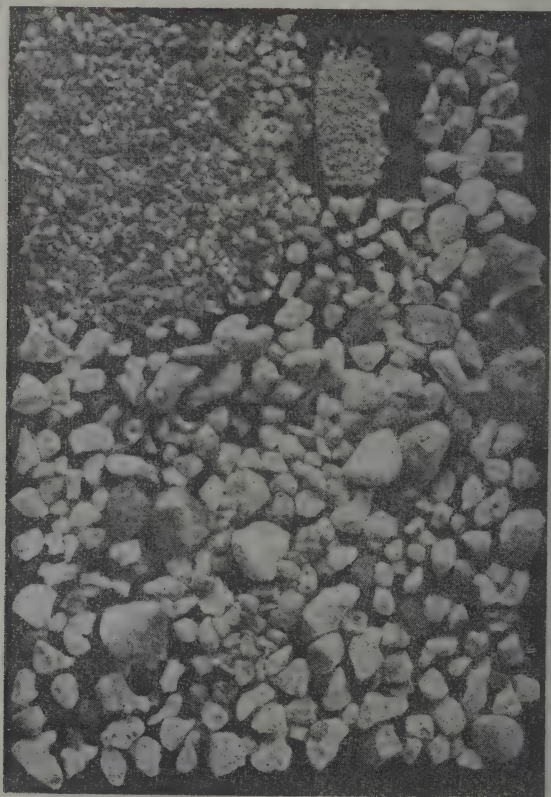


Fig. 36. — Contenu de la deuxième poche stomacale du *Globicephalus melas* Traill (individu dont l'estomac est représenté fig. 35). Silice dont le poids total était de 9 k. 571, le plus volumineux pesant 340 gr.

que les Poules usent l'extrémité de leur bec, mais lorsque l'on ne les nourrit que de viande, l'extrémité du bec ne s'use plus et croît alors démesurément. Il en résulte une disposition analogue à celle qu'on observe chez les Oiseaux carnivores.

Il semble qu'il faille admettre que la forme du bec de ces derniers dérive du même mécanisme, la disposition ainsi réalisée s'étant trouvée par la suite utilisable pour la dilacération des proies.

Quant à l'épaississement des parois musculaires du gésier sous l'influence du régime granivore, il faut évidemment y voir un résultat du surfonctionnement qu'entraîne l'ingestion d'aliments durs chez des animaux dépourvus d'appareil masticateur buccal. La présence même d'un gésier, c'est-à-dire d'une poche stomacale musculaire morphologiquement différenciée comme chez les Oiseaux en général, semble d'ailleurs relever de ce même processus chez les Cétacés odontocètes dont les dents ne jouent de rôle qu'au point de vue de la préhension et semblent n'être nullement masticatrices¹; une des poches de leur estomac composé paraît nettement correspondre, physiologiquement parlant, au gésier des Oiseaux. On y remarque parfois, chez le *Globicephalus melas* Traill par exemple², et comme dans le gésier de beaucoup d'Oiseaux³, la présence de corps durs, de cailloux (uniquement des silex dans le cas du Globicéphale que j'ai examiné) dont le rôle est vraisemblablement d'aider au broiement des aliments.

1. Sauf peut-être chez quelques formes très carnassières, comme les Orques par exemple.

2. Voir R. Anthony : Le Laboratoire maritime du Muséum d'Histoire naturelle (Saint-Vaast-la-Hongue) pendant l'année 1907. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie*, 1908.

3. Par exemple les Gallinacés d'une façon générale, et beaucoup d'Anatidés, *Anas boschas* L., *Querquedula crecca* L. Voir Prince E. d'Arenberg et R. Anthony : Contribution à l'étude du régime alimentaire des Oiseaux de l'Archipel des Féroé. *Bull. Mus. d'Hist. nat.*, n° 4, 1913.

Expériences de Hallez sur l'influence de l'agitation de l'eau sur la morphologie des Hydroïdes et des Bryozoaires.

En 1904, A. Billard¹ avait observé que les espèces d'Hydroïdes stolonisées et scissipares sont pour la plupart des espèces littorales; il avait attribué à l'action morphogène de l'eau courante la formation des stolons et des propagules chez ces organismes.

L'année suivante, P. Hallez² ayant abandonné dans un bac d'aquarium, directement sous un jet d'eau, quelques branches de *Bougainvillia ramosa* Van Ben., espèce d'eaux tranquilles, les vit se transformer en *Bougainvillia fruticosa* Allm., espèce d'eaux agitées et se différenciant précisément de la précédente par son aspect touffu en rapport avec la stolonisation.

L'auteur expérimentant ensuite d'une façon systématique sur d'autres Hydroïdes polysiphonés a obtenu les mêmes résultats. Il a transformé, notamment, en le soumettant à l'action d'une eau agitée, l'*Halecium halecinum* Linné en une forme plus touffue reproduisant l'aspect de l'*Halecium Beani* Johnst³.

Opérant enfin sur des hydroïdes monosiphonés, il est arrivé par le même procédé à obtenir un développement particulièrement abondant des hydrorhizes⁴, et, ce sont

1. A. Billard : Contribution à l'étude des Hydroïdes (multiplication, régénération, greffe, variations). *Ann. Sc. nat. Zoologie*, 1904.

2. P. Hallez : *Bougainvillia fruticosa* Allm. est le facies d'eau agitée de *Bougainvillia ramosa* Van Ben. *C. R. Acad. Sc.*, 13 février 1905.

3. P. Hallez : Rhéotropismes de quelques Hydroïdes polysiphonés. *C. R. Acad. des Sciences*, 6 nov. 1905.

4. P. Hallez : Rhéotropismes de quelques Hydroïdes monosiphonés et des Bugula. *C. R. Acad. Sc.*, 20 nov. 1905.

ces résultats qui l'ont conduit à considérer les tiges polysi-



Fig. 37. — Crâne de *Catoblepas taurinus* Burch. (Coll. Anat., comp. n° 1892-12).
 Vue antéro-supérieure. Pour montrer les déformations craniennes consécutives
 à l'arrêt de développement accidentel de la corne gauche et de son axe osseux.
 Nota : cet individu qui avait vécu à la Ménagerie du Museum avait été châtré.
 $\frac{1}{4}$ de G. N.

phonées des Hydroïdes comme des faisceaux d'hydrorhizes.

Chez les Bryozoaires à colonies dressées, tels que la *Bugula avicularia* Linné, l'agitation continue provoquerait également un développement exagéré des racines.

Il y aurait lieu de reprendre ces intéressantes expériences pour essayer de parvenir à une analyse très précise de leurs résultats.

On sait en tous cas que, beaucoup de Madrépores ont aussi deux formes : l'une à branches longues et délicates et qui correspond aux eaux calmes, l'autre massive au contraire et qui correspond aux eaux agitées.

De même, les Aéthéries vivant dans les eaux calmes et vaseuses des fleuves africains ont des coquilles développées en hauteur, boursoufflées et hérissées d'épines (*A. tubifera* Sow., *A. Caillaudi* Fér.), alors que celles qui vivent au contraire sur les rochers des rapides ont des coquilles massives compactes et dépourvues d'épines (*A. Letourneuxi* Bgt., *A. plumbea* Fér., *A. elliptica* Lmck)¹.

Aussi bien dans le cas des Madrépores que dans celui des Aéthéries, il semble qu'il faille accuser l'action mécanique de l'eau s'opposant au développement en hauteur et à la production des accidents... Le cas des Hydroïdes et des Bryozoaires paraît sans doute infiniment plus complexe que celui des Aéthéries.

*Expériences de Przibram sur le déterminisme
des caractères de l'abdomen des Pagures.*

En obligeant des Pagures à vivre hors des coquilles de Gastéropodes qui sont leur ordinaire habitat, Przi-

1. R. Anthony : Etude monographique des Aetheriidae. *Annales de la Société royale zoologique et malacologique de Belgique*, t. XLI, 1906.

J'ai, comme de raison, réuni en une même espèce toutes les formes d'Aéthéries du premier et du second type.

bram¹ a observé, dès après la première mue, de notables modifications de leur abdomen : léger aplatissement, raccourcissement antéro-postérieur, pigmentation plus intense, segmentation plus visible, etc., tous caractères qui tendent vers ceux que l'on observe plus accusés chez le *Birgus latro* Herbst, Pagure terrestre qui vit à nu.

On peut conclure de ces expériences que les caractères particuliers de l'abdomen des Paguriens sont la conséquence à la fois du contact de la coquille et de l'absence d'oxygène ainsi que de lumière.

*Expériences de Duerst sur le rôle des cornes
dans la morphologie crânienne chez les Ruminants.*

Réalisant le décornage partiel sur de jeunes Ruminants



Fig. 38. — Crâne de Tenrec, *Centetes caudatus* Scheille. (Coll. Anat., comp. n° A. 7.000). Vue latérale gauche. Pour montrer le très grand développement de la crête sagittale (S.). G. N.

cavicornes, U. Duerst² est parvenu à établir que, de la

1. Przibram : Differenzierung des Abdomens enthäuter Einsiedlerkrebse. *Arch. f. Entwickl.*, 1907.

2. U. Duerst : Les lois mécaniques dans le développement du crâne des Cavicornes, *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris. 3 août 1903. Id. : Experimentelle Studien über die Morphogenie des Schädels, *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zurich*, 1903.

position des cornes par rapport au chignon, dépend le profil du front, l'arrangement des trabécules osseux, la situa-

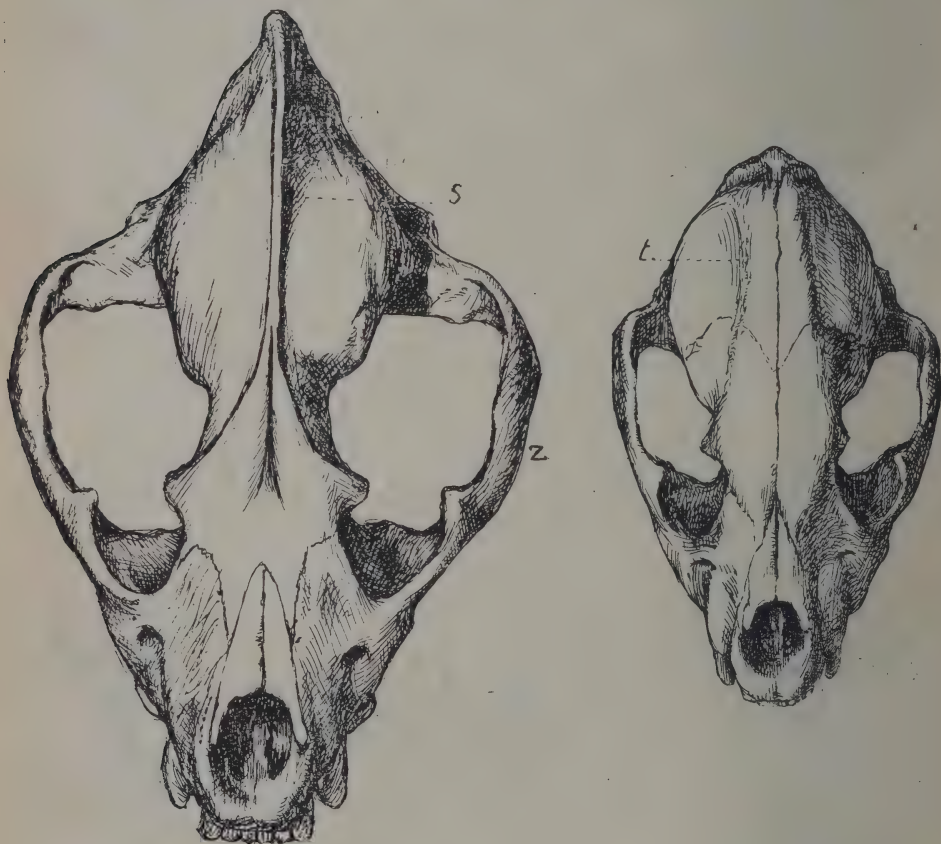


Fig. 39. — Crânes de *Hyæna crocuta* Erxleb. — A gauche, adulte. — A droite, jeune. (Coll. Anat., comp. nos 1896-450 et A. 1543). — Vues antéro supérieures. — Pour montrer l'absence, chez le jeune, de la crête sagittale très développée au contraire chez l'adulte (s.) par la réunion des deux crêtes temporales latérales (t). On remarque, en même temps, le moindre développement relatif très accusé du cerveau, le plus grand écartement des arcades zygomatiques (z.), en rapport avec le grand développement des muscles crotaphytes, chez l'adulte que chez le jeune. $\frac{a}{s}$ de G.N.

tion des orbites. La diminution des cornes permet au crâne de s'étendre dans le sens de la longueur. « Le poids, la

grandeur et la forme de la corne sont, dit-il, les facteurs principaux des caractères craniologiques chez les Bovidés et les Ovidés. »

Expériences de R. Anthony. Le rôle des muscles crotaphytes et des dents en morphogénie cranienne.

1¹. On sait que les Carnassiers possèdent, pour la plupart, à l'âge adulte, ainsi que de nombreux autres Mammifères, certains Singes, notamment le Gorille par exemple, certains Marsupiaux et certains Insectivores aussi (le Tenrec par exemple, est très caractéristique à cet égard), une crête sagittale cranienne très accentuée séparant les deux muscles temporaux considérables et contigus. Cette crête n'existe pas chez le jeune des mêmes espèces dont les muscles temporaux peu développés se trouvent distants à la naissance et se rejoignent peu à peu au cours du développement. On ne la constate pas non plus chez les Mammifères que caractérisent des muscles temporaux peu volumineux et distants. Me basant sur ces faits d'observation, j'avais pensé, avec beaucoup d'auteurs, que le développement de la crête sagittale était sous la dépendance de celui des muscles temporaux (voy. fig. 38 et 39).

D'autre part, on remarque aussi que, chez les Mammifères qui viennent d'être cités, les impressions endocraniennes de la voûte qui répondent aux circonvolutions du cerveau sont généralement d'autant plus marquées que les muscles temporaux sont plus développés et plus puissants. G. Schwalbe et moi, indépendamment l'un de l'autre et à la même

1. Voir *Bull. et Mém. Soc. Anthropol.* Paris, 1903. *Journal de Physiologie et de Pathologie générales*, 1908.

époque¹, avons signalé à ce propos que certains Mustelidés dont les muscles temporaux sont particulièrement considérables présentent même à la table externe de leur crâne le relief de leurs circonvolutions (voy. fig. 40). On peut



Fig. 40. — Crâne de Putois adulte (Coll. Anat., comp. n° 1880-724). Vue antéro-supérieure. Pour montrer le relief des plissements néopalléaux sur l'exocrâne de la voûte. G. N.

inférer, ainsi que nous l'avons dit plus haut², de ces autres faits d'observation, que la netteté et la profondeur des impressions que les circonvolutions cérébrales laissent sur le crâne dépendent dans quelque mesure aussi du développement des muscles temporaux.

Des raisonnements du même genre tendent enfin à faire penser que ces muscles doivent avoir un certain rôle morphogénique au point de vue du modelage de l'arcade zygomatique et de la mandibule en général.

Voulant apporter à ces vues un argument d'ordre expérimental, je pratiquai sur un chien, au moment même de la naissance, l'ablation presque totale d'un des muscles temporaux.

L'animal sacrifié à l'âge adulte présentait du côté opéré (voir fig. 41) :

1. Voir page 179.

2. Voir pages 177 et suivantes.

1° Une absence de la ligne temporale dans la région où le muscle avait été enlevé. (La ligne temporale est un relief osseux à la limite d'insertion du crotaphyte.

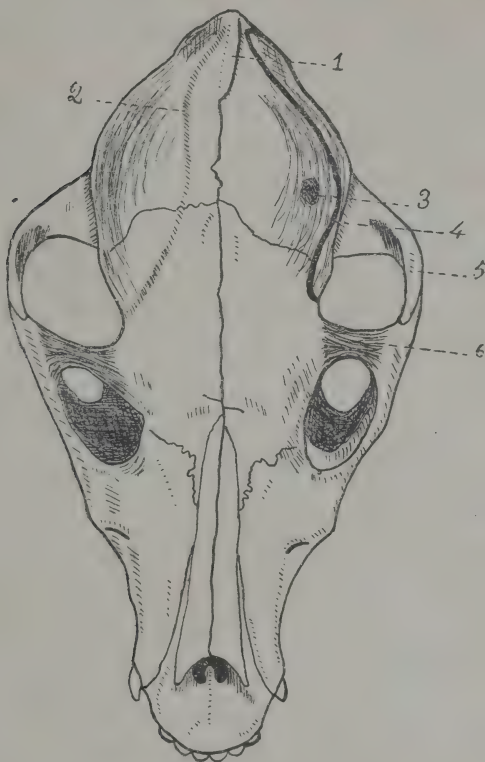


Fig. 41. — Crâne d'un chien adulte ayant subi dès la naissance l'ablation partielle du muscle crotaphyte gauche. Vue antéro-supérieure. (Expérience faite à la Station physiologique du Collège de France, le 21 mai 1901). — 1, Région postérieure de la crête sagittale développée au dépens de l'os interpariétal. — 2, Limite du crotaphyte droit. — 3, Cicatrice opératoire sur l'os pariétal gauche. — 4, Limite du crotaphyte gauche. — 5, Arcade zygomatique gauche plus rapprochée du crâne que la droite. — 6, Ligament post-orbitaire. $\frac{1}{2}$ de G. N.

C'est par la réunion et la confusion des deux lignes temporales que se constitue chez l'adulte la crête sagittale.)

2° Une atténuation des impressions endocraniennes des circonvolutions cérébrales.

3° Un rapprochement et une atrophie de l'arcade zygomatique qui peut être en somme considérée comme une simple intersection à travers la masse musculaire mastica-trice crotaphyto-massétérine.

4° Une atrophie de la mandibule en général et de l'apophyse coronoïde ainsi que du condyle en particulier.

Il résulte en somme de cette expérience que c'est le muscle crotaphyte qui déterminerait la production de la ligne temporale et par conséquent de la crête sagittale.

Par la pression qu'il exerce à la surface du crâne, au cours du développement, il emboutirait en quelque sorte ce dernier sur le cerveau. Il déterminerait également la forme et le volume de l'arcade zygomatique ainsi que son écartement que l'on constate si marqué chez certains Carnassiers à crotaphytes considérable (Hyène). Il modèlerait aussi la mâchoire inférieure et déterminerait directement la forme de l'apophyse coronoïde à laquelle la plupart de ses fibres s'insèrent. Le condyle notamment, par le fait qu'il commande aux mouvements de mastication dont l'amplitude et la force dépendent du volume des muscles temporaux, serait soumis aussi à leur action morphogénique.

En 1857, Fick¹ avait réalisé des expériences du même genre ; mais ayant par trop multiplié et étendu les mutilations il lui fut à peu près impossible de se rendre un compte exact de l'influence de chaque facteur particulier.

Mes expériences de 1902 ont été souvent répétées et leurs résultats confirmés toujours, d'abord par K. Toldt²

1. Fick : *Loco citato*.

2. K. Toldt : Assym. Ausbild. der Schläfenmuskeln bei einem Fuchs infolge einseitiger Kautätigkeit. *Zoologischer Anzeiger*, juillet 1905.

en 1905, puis par W.-B. Pietkiewicz et moi-même¹ en 1909. Ces résultats ont de plus été cités dans de nombreux traités classiques².

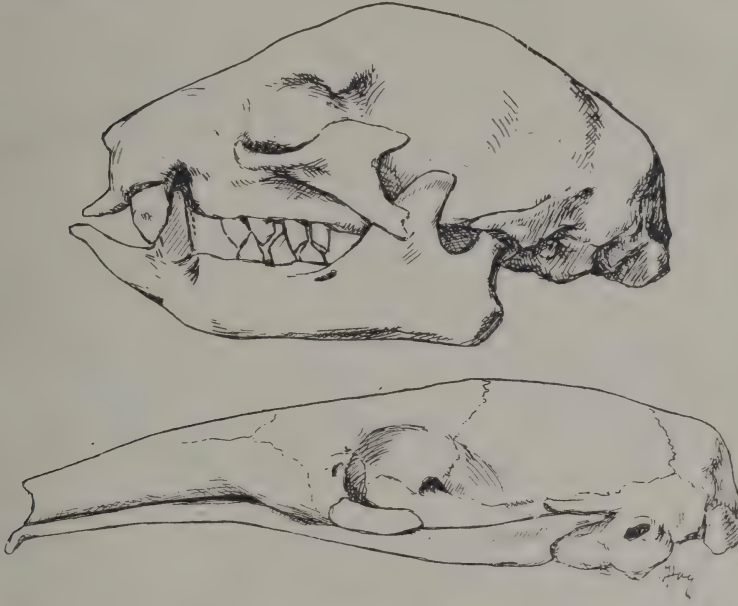


Fig. 42. — Crânes avec mandibules : en haut de *Cholepus didactylus*. L., édenté muni de dents (Coll. Anat., comp. n° 1876-723) ; en bas de *Tamandua tetradactyla* L., édenté sans dents (Coll. Anat., comp. n° 1914-53). Vues latérales gauches. De la comparaison de ces deux crânes ressortent nettement l'allongement de la face, le surbaissement du crâne, l'inclinaison en avant du plan occipital postérieur, l'ouverture de l'angle mandibulaire, l'atrophie de l'apophyse coronoïde, l'interruption plus marquée de l'arcade zygomatique caractérisant le *Tamandua*, forme dépourvue de dents, par rapport au *Cholepus*, forme dentée. $\frac{3}{4}$ de G. N.

II³. Les caractères principaux qui, dans un même groupe

1. R. Anthony et W.-B. Pietkiewicz : Nouvelles expériences sur le rôle du muscle crotaphyte dans la constitution morphologique du crâne et de la face. *C. R. Acad. des Sciences*, 15 novembre 1909.

2. Voir par exemple : Ledouble : *Traité des variations des os de la face*. Paris, Vigot 1906. P. Carnot : *Les bases de la Kinésithérapie et les lois de la Mécanomorphose. Bibliothèque de Thérapeutique de A. Gilbert et P. Carnot*, Paris. J.-B. Baillière, 1909.

3. R. Anthony : Les conséquences morphologiques de l'absence de dents chez les Mammifères. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, mars-avril 1914.

ou dans des groupes comparables, différencient, au point de vue du squelette de la tête, les Mammifères normalement

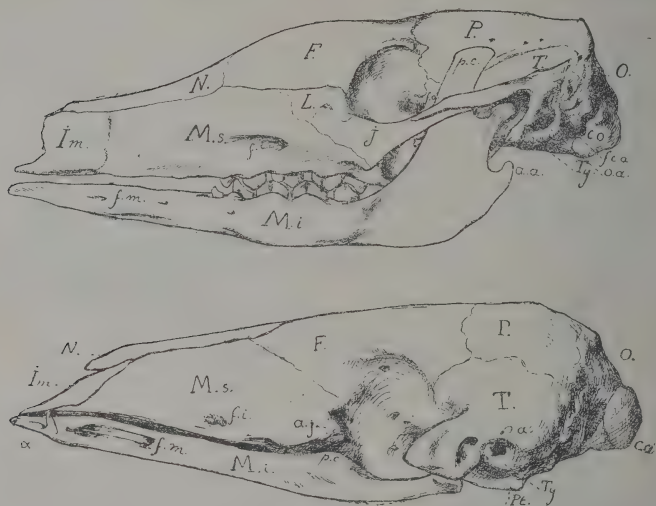


Fig. 43. — Crânes avec mandibules : en haut d'*Orycteropus afer aethiopicus* Sund. forme *senegalensis* Lesson, type des *Tubulidentata* (munis de dents) (Coll. Anat., comp. n° 1913-101) $\frac{1}{3}$ de G. N. ; en bas de *Manis gigantea* Illig., type des *Pholidota* (dépourvus de dents) (Coll. Anat., comp. n° 1913-98). $\frac{1}{2}$ de G. N. Vues latérales gauches. Les *Tubulidentata* et les *Pholidota* de l'Ancien Monde qui n'ont au point de vue phylogénique rien de commun avec les Edentés vrais américains (Xénarthres) sont aussi des groupes qui ne paraissent avoir entre eux aucun rapport de parenté. Les *Tubulidentata*, les *Pholidota* et les *Edentata* sont simplement des formes étroitement convergentes. — F., Frontal. — N., Nasal. — I. m., Intermaxillaire. — M. s., Maxillaire supérieur. — L., Lacrymal. — J., Jugal. — P., Pariétal. — T., Temporal. — O., Occipital. — Ty., Tympanique. — Pt., Ptérygoïde. — M. i., Mandibule. — f. i., Foramen infraorbitale. — f. o., Foramen opticum. — O. a., Orifice auditif. — a. j., apophyse jugale antérieure. — f. c. a., Foramen condyloïdeum anterius. — c. o., Condyle occipital. — f. m., Foramen mandibulaire. — p. c., processus mandibule. — a. a., Apophyse angulaire. — α, apophyse antérieure de la mandibule. De la comparaison de ces deux crânes ressortent les mêmes faits que de la comparaison des précédents (fig. 42). Noter que l'arcade zygomaticue est largement interrompue chez le *Manis*, alors qu'elle est présente chez l'*Orycteropus*. (Catal. rais. et descript. des Coll. d'ost. du Serv. d'Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat.).

édentés (Fourmiliers d'une part et Pangolins de l'autre) des formes dentées (Paresseux d'une part et Oryctérope

de l'autre) sont les suivants : Allongement, surbaissement

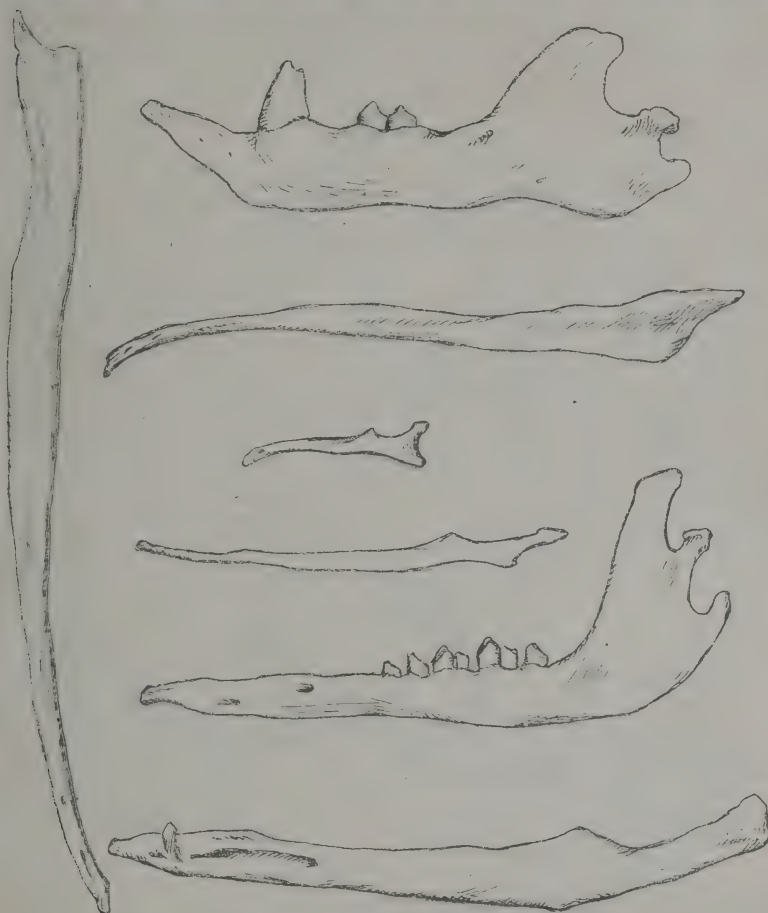


Fig. 44. — Modifications subies par la mandibule chez les Mammifères dépourvus de dents (allongement général, amincissement, ouverture de l'angle mandibulaire, disparition de l'apophyse coronoïde). De haut en bas : *Cholæpus didactylus* L., G. N. (forme dentée). — *Tamandua tetradactyla* L., G. N. — *Cyclopes didactylus* L., G. N. — *Echidna aculeata* Shaw. $\frac{2}{3}$ de G. N. — *Orycteropus afer capensis* Gm. $\frac{4}{3}$ de G. N. (forme dentée). — *Manis gigantea* Illig. G. N. — A gauche, *Myrmecophaga jubata* L. $\frac{1}{2}$ de G. N.

et rétrécissement craniens, inclinaison en avant du plan nuchal et du plan du trou occipital, atrophie de la mandi-

bule en général et de l'apophyse coronoïde en particulier,

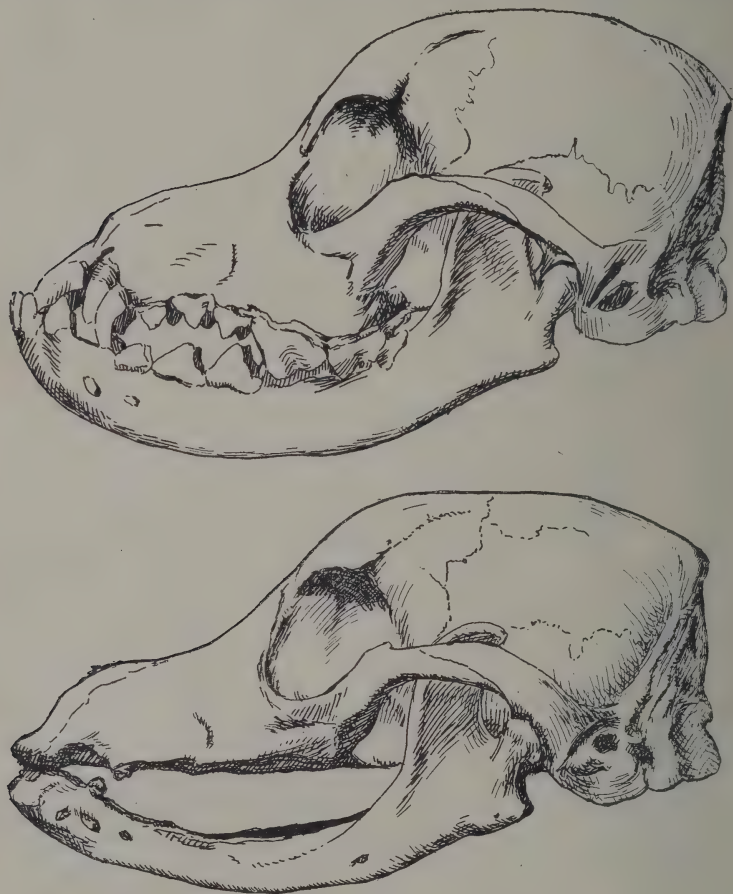


Fig. 45. — Crânes : en haut du chien témoin ; en bas du chien ayant subi l'extraction de toutes les dents de première et de seconde dentition au fur et à mesure de leur venue (animaux âgés de 6 mois environ, du même sexe (♀), de la même portée et identiques à la naissance). (Expérience faite en 1910, à la Station physiologique du Collège de France). Vues latérales gauches. Le second de ces crânes présente à l'état d'ébauche tous les caractères qui normalement distinguent, dans un même groupe ou dans des groupes comparables, un mammifère dépourvu de dents d'un mammifère pourvu de dents. $\frac{3}{4}$ de G. N.

allongement du condyle dans le sens antéro-postérieur. La plupart de ces caractères se constatent d'ailleurs chez tous

les Mammifères dépourvus de dents en général (Cétacés mysticètes et Échidné par exemple). J'ai établi par l'expérience, qu'ils sont tous sous la dépendance directe ou indirecte du fait originel *absence de dents*.

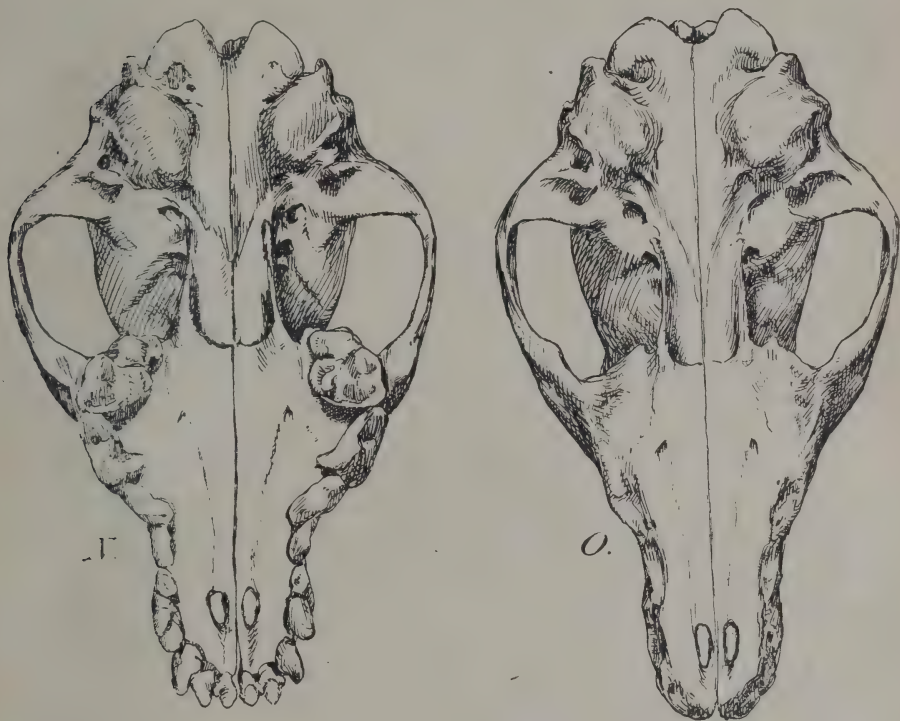


Fig. 46. — Crânes : à gauche du chien témoin (N.) ; à droite du chien ayant subi l'extraction de toutes les dents de première et de seconde dentition, au fur et à mesure de leur venue (O.). Vue inférieure. On remarquera sur le second de ces crânes, l'allongement général de la tête osseuse, la diminution d'importance et le moindre écartement des zygômes. $\frac{3}{4}$ de G. N.

Supprimant au fur et à mesure de leur éruption toutes les dents chez un jeune chien, j'ai constaté, en le comparant, à l'âge adulte, à un animal d'une même portée et en tous points semblable, l'ébauche de tous les caractères qui diffé-

renient à l'état normal, dans un même groupe ou dans des groupes comparables, les formes édentées de celles qui possèdent des dents (voy. fig. 45, 46 et 47).

Gudden¹ avait antérieurement réalisé des expériences analogues chez le Lapin, mais, comme il n'avait supprimé les dents que d'un seul côté, il lui fut impossible d'aboutir aux résultats que j'ai obtenus. La même remarque s'im-

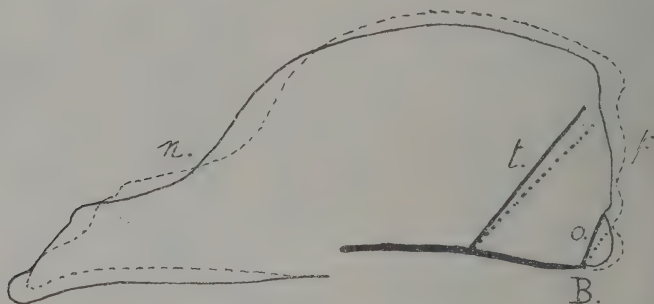


Fig. 47. — Superposition suivant la ligne de base, à partir du basion B., des silhouettes sagittales du chien témoin (trait pointillé) et du chien ayant subi l'extraction de toutes les dents de première et de seconde dentition au fur et à mesure de leur venue (trait plein). Cette figure est destinée à montrer l'allongement et le surbaissement du crâne, l'inclinaison en avant du plan occipital postérieur (p.), de la tente osseuse du cervelet (t.), du plan du trou occipital (o.), la fermeture de l'angle palato-basique (déflexion de la face sur le crâne), l'atténuation de la courbe naso-frontale (n.), chez le chien d'expérience (trait plein).

pose à propos des expériences cependant très précises et d'un haut intérêt de Landsberger².

Le lieu serait ici de citer encore la célèbre expérience de Marey³ qui démontra que l'amplitude des mouvements

1. Gudden : Recherches expérimentales sur la croissance du crâne. Traduction française de A. Forel. Paris, 1876.

2. R. Landsberger : Der Einfluss der Zähne auf die Entwicklung des Schädels. *Arch. f. Anatomie und Physiologie*, 1911.

Id : Der Einfluss der Zähne auf die Entwicklung der Nase. *Arch. f. Anatomie und Physiologie*, 1914.

Voir encore les expériences similaires de W. Baker de Boston citées par Landsberger, 1914.

3. J. Marey : Recherches sur la morphogénie des muscles. *C. R. Acad. des Sciences*, Paris, 1887.

règle la longueur des fibres musculaires. J'en parlerai longuement un peu plus loin à propos de la morphogénie du muscle.

§ 3. — EXPÉRIENCES MORPHOGÉNIQUES FORTUITEMENT RÉALISÉES DANS LA NATURE

Parfois, on trouve de véritables expériences morphogéniques spontanément réalisées. C'est ainsi par exemple qu'ayant disséqué jadis un renard¹ qui présentait un raccourcissement de la portion libre du calcanéum gauche, probablement à la suite d'un coup de feu qu'il avait reçu étant très jeune, j'ai pu faire des observations qui ont toute la valeur d'expériences systématiques.

J'ai tout d'abord constaté un raccourcissement de la portion charnue des gastrocnémiens, résultat venant confirmer ceux obtenus par Marey et vérifiés ensuite par Joachimsthal.

D'autre part, j'ai constaté aussi, dans la région post-calcanéenne du tendon perforé et près du talon, la présence de fibres musculaires très développées. Ceci me paraît pouvoir s'expliquer ainsi.

Chez les animaux plantigrades où la direction du pied fait un angle droit avec celle de la jambe, il existe deux muscles distincts à la région postérieure du membre pelvien, l'un allant du fémur au calcanéum et étendant le pied sur la jambe, l'autre allant du calcanéum aux orteils et étant fléchisseur de ces derniers.

Ces deux muscles sont absolument séparés chez l'Homme

1. R. Anthony : Modifications musculaires consécutives à des variations osseuses d'origine congénitale ou traumatique chez un Renard. *Bull. et Mém. Soc. d'Anthrop. de Paris*, 1901.

par exemple. Le premier est désigné sous le nom de plantaire grêle, le second sous celui de court fléchisseur superficiel des orteils. Chez certains plantigrades moins parfaits (comme le sont certains Carnassiers) et chez lesquels l'angle tibio-pédieux peut présenter, dans la station normale, une plus grande ouverture, les deux muscles sont en continuité ;

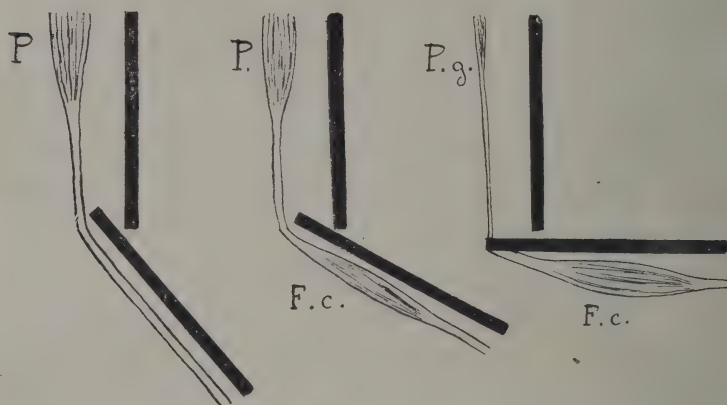


Fig. 48. — Schémas destinés à faire comprendre les modifications du muscle perforé P., suivant l'attitude digitigrade (ou onguligrade), semi-plantigrade ou plantigrade. Chez le semi-plantigrade (au milieu), le perforé est un muscle digastrique dont le ventre distal est un court fléchisseur superficiel des orteils F. c. — Chez le digitigrade (à gauche), le perforé ne possède que son ventre proximal. — Chez le plantigrade (à droite), le perforé interrompu au niveau du calcaneum est constitué de deux muscles distincts : le plantaire grêle P. g. et le court fléchisseur superficiel des orteils F. c.

on est en présence d'un véritable digastrique dont le tendon intermédiaire est au niveau du talon. Chez les Digitigrades comme le sont tous les Canidés et chez les Onguligrades (le Cheval par exemple) où l'angle tibio-pédieux est encore beaucoup plus ouvert, la portion jambière et la portion pédieuse du muscle extenseur tendent à se mettre en droite ligne et les fibres musculaires sont toutes localisées à l'extrémité proximale de l'organe. On est alors en présence d'un muscle unique qui est alors le muscle perforé. Cepen-

dant Lesbre¹ rappelle que, chez le chien, il existe dans le tendon post-calcanéen du perforé quelques rares fibres musculaires se rapportant morphologiquement au court fléchisseur commun superficiel des orteils.

Tout se passe comme si les deux dispositions extrêmes (celle de l'Homme d'une part et celle du Cheval de l'autre) étaient morphologiquement dérivées de la disposition moyenne (celle des Carnassiers plantigrades peu spécialisés). Chez les Plantigrades parfaits, par le fait d'une réflexion plus accentuée du tendon intermédiaire, ainsi qu'en raison de la pression calcanéenne sur le sol, cette portion tendineuse intermédiaire se souderait au talon, comme on l'observe chez l'Homme. Dans ces conditions, le muscle proximal doublé par les jumeaux entrerait en régression (plantaire grêle), alors que le muscle distal (court fléchisseur superficiel) augmenterait au contraire d'importance.

Chez les Digitigrades et les Onguligrades, le tendon intermédiaire glissant sur le calcanéum, le muscle distal disparaîtrait faute d'usage.

Par suite de la légère réaction inflammatoire inévitable dans tout foyer de fracture, le tendon du perforé s'était, chez le renard que j'ai observé, soudé au calcanéum et l'animal se trouvait ainsi, au moins à ce point de vue particulier, dans des conditions comparables à celles d'un plantigrade comme l'Homme ; on remarquait en effet que la portion pédieuse du tendon présentait d'assez nombreuses fibres musculaires, ébauche beaucoup plus accentuée que celle que l'on peut rencontrer chez le Chien² d'un court fléchisseur superficiel. Les Canidés ont vraisemblablement

1. F.-X. Lesbre ; Essai de Myologie comparée de l'Homme et des Mammifères domestiques. *Bull. Soc. Anthropol. Lyon*, 9 janvier 1897.

2. Lesbre : *Loco citato*.

eu pour ancêtre un Carnassier plantigrade à quelque degré ; ils possèdent d'autre part pendant leur vie intra-utérine dans la portion distale de leur tendon perforé des fibres musculaires bien développées (dont celles qu'on observe chez le Chien adulte sont encore des vestiges), tout comme les embryons de Ruminants présentent aussi dans leur ligament suspenseur du boulet des vestiges musculaires d'interosseux qui disparaissent chez l'adulte. Ces fibres s'atrophient plus tard, du moins en très grande partie ; mais, l'on peut concevoir comment, sous l'influence d'une soudure *précoce* du tendon perforé au calcanéum, leurs vestiges existant encore ont pu fonctionner et consécutivement prendre de plus importantes proportions.

Il m'a été donné d'observer un autre cas curieux d'expérience morphogénique spontanée. Un homme souffrait depuis de longues années d'une tumeur blanche du genou gauche qui l'obligeait de marcher avec des béquilles et de ne pas poser à terre le pied correspondant. Lorsqu'il se décida à l'amputation, j'eus l'occasion d'examiner les os de son pied et de sa jambe. L'astragale était large et aplati ; il présentait une surface articulaire supérieure très peu développée dans le sens de la longueur, ce qui s'expliquerait par le manque de fonctionnement de l'articulation tibio-tarsienne. Il ne présentait pas d'autre part l'orientations des travées qui caractérise l'astragale de l'homme normal.

Muller, Lauenstein et Schultz ont observé des modifications architecturales du même ordre dans la tête fémorale d'individus présentant la déformation particulière désignée par Hofmeister sous le nom de hanche bote (*coxa vara*)¹.

1. Voir pour l'exposé résumé de la question : R. Picqué : La hanche bote et son ostéo-arthrite. *Th. Fac. Méd.*, Lyon. 1899, pages 28-29.

Et, d'une façon générale, Wolf, Roux, Triepel et beaucoup d'autres ont montré que lorsque l'os est soumis à des conditions anormales de fonctionnement, dans les cas d'ankylose et les suites de résections chirurgicales, son architecture se modifie.

On pourrait multiplier les exemples d'expériences ainsi spontanément réalisées.

Jules Guérin et Julius Wolff ont dans cet ordre d'idées étudié différentes modifications morphologiques osseuses dues à l'action de maladies diverses. G.-Paul Boncour¹ et F. Regnault se sont également appliqués à cette étude. Nous nous bornerons à relater l'observation suivante de ce dernier auteur.

L'Homme présente ceci de particulier que les impressions endocraniennes de ses circonvolutions n'existent pas ou sont très atténuées à la voûte. Elles sont au contraire profondément marquées à la base du crâne. On est amené à penser que le poids du cerveau considérable chez l'Homme et agissant uniquement sur la base, en raison de l'attitude verticale, entre pour quelque chose dans cette particularité. Cette manière de voir est corroborée par l'observation suivante de F. Regnault : dans les cas de déviations vertébrales (cyphoses et scoliozes), les empreintes des circonvolutions cérébrales marquent davantage du côté déclive. De même, du côté déclive, on peut encore observer l'élargissement des fosses cérébrale et cérébelleuse, la descente à pic du versant correspondant de la crête occipitale interne, l'élar-

1. Voir par exemple : G.-Paul Boncour : Squelette complet de myxœdémateux. Mécanismes de quelques déformations craniennes. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol.* Paris, 18 juin 1903.

Id : Sur les modifications craniennes consécutives aux atrophies cérébrales unilatérales. *Arch. de Neurologie*, juillet 1904.

gissement et la plus forte impression des sinus dure-mériens¹.

Notons enfin que tous les résultats de résections sous-périostées d'Ollier et des chirurgiens de son école constituent aussi de véritables et très instructives expériences de morphogénie osseuse².

§ 4. — L'EXPÉRIMENTATION SUR LES CORPS INERTES.

LES CONCLUSIONS QUE L'ON PEUT EN TIRER AU POINT DE VUE DE LA MORPHOGÉNIE DES ÊTRES VIVANTS

Il est enfin une dernière série d'investigations dont il convient de parler, car elles peuvent par analogie fournir de précieuses indications sur le mode d'action de certains facteurs. Je veux dire les expériences susceptibles d'être réalisées sur les corps inertes en les soumettant aux différents facteurs physiques auxquels sont soumis nécessairement aussi les corps vivants.

Les expériences déjà anciennes de Traube (1867) se rattachent à cet ordre de recherches. St. Leduc, et bien d'autres après lui, notamment Herrera, se sont attachés à réaliser ces sortes d'expériences et à mettre en lumière l'intérêt incontestable qu'elles peuvent avoir. C'est ainsi par exemple que plaçant dans une solution saline entre deux gouttes teintées, plus concentrées ou moins concentrées que la solution, une autre goutte d'une concentration légèrement différente aussi de celle de la solution, Leduc est arrivé à obtenir

1. F. Regnault : Les anomalies osseuses pathologiques *C. R. Associat. des Anatomistes*. 3^e session, Lyon 1901. L'auteur réfère aux numéros 644 A. et 388 n. du Musée Dupuytren.

2. Voir Ollier : *Traité des Résections et des opérations conservatrices que l'on peut pratiquer sur le système osseux*. Trois vol. Paris, G. Masson.

Id. : *Régénération des os et résections sous-périostées*. *Encyclopédie scientifique des Aide-mémoires*, Paris, G. Masson. Gauthier-Villars.

par diffusion « toutes les transformations, tous les mouvements, toutes les figures, dit-il, de la division karyokinétique du noyau ».

Mais on est allé beaucoup trop loin dans la voie des interprétations en prêtant à ces expériences une portée qu'elles ne peuvent avoir, lorsque par exemple ayant fait « germer » une « graine » composée de sulfate de cuivre et de sucre dans une solution de gélatine et de ferro-cyanure et ayant obtenu des arborescences présentant plus ou moins l'aspect de celles qu'offrent certaines végétations organiques, on assimile ces phénomènes à des faits de nutrition et de croissance. R. Dollfus ¹ a bien montré, au moment où St. Leduc publiait ses premières recherches, que les substances organiques introduites par lui au cours de ses expériences ne jouent en réalité aucun rôle dans la production des arborescences, que ces dernières s'obtiennent parfaitement en usant uniquement de corps inorganiques et que leur production est simplement due aux causes qu'il énumère : 1° une force osmotique ; 2° une différence de densité ; 3° un entraînement mécanique par les bulles d'air adhérant au cristal lorsqu'on le projette dans la solution.

Les expériences de la catégorie à laquelle appartiennent celles de St. Leduc, et il y en aurait aujourd'hui un très grand nombre à citer, ne peuvent prétendre nous conduire à réaliser la vie, mais elles peuvent, en nous montrant comment agissent sur les corps bruts certains facteurs déterminés, nous amener à mieux comprendre la façon dont se comportent les éléments, les organes ou les organismes, lorsque ces mêmes facteurs, leur font subir leur action.

1. R. Dollfus : Action des silicates sur les sels métalliques solubles. *C. R. Acad. des Sciences*, 24 déc. 1906.

Je vais exposer maintenant, à titre d'exemples, les grandes lignes de ce à quoi nous pouvons actuellement parvenir en morphogénie musculaire et en morphogénie osseuse.

Il est imposé par la Logique d'étudier d'abord la morphogénie musculaire, puisque ainsi qu'il ressortira des pages qui vont suivre, le fonctionnement des muscles est une des causes principales qui déterminent la forme que présentent les os.

CHAPITRE XIII

MORPHOGÉNIE MUSCULAIRE

§ 1. — DONNÉES PRÉLIMINAIRES ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES SUCCINCTES

Les muscles sont essentiellement les organes actifs du mouvement; leur propriété fondamentale est de se contracter sous l'influence d'une excitation d'origine nerveuse.

Au point de vue structural, ils sont constitués d'éléments cylindroïdes allongés ayant la valeur morphologique de cellules et auxquels on donne le nom de fibres musculaires.

A n'envisager que les seuls Vertébrés, les fibres musculaires peuvent être, suivant les muscles que l'on considère, de l'une ou l'autre des catégories suivantes :

Dans certains muscles, le protoplasma de la fibre est, abstraction faite de ce que l'on appelle le sarcoplasma, divisé en long filaments (fibrilles) sur lesquels on distingue des stries transversales dues à l'alternance de disques clairs et de disques sombres. Les muscles constitués de fibres de ce type sur la structure détaillée desquelles nous n'insisterons pas davantage sont connus sous le nom de *muscles striés*.

Dans certains autres, la fibre est également décomposable en fibrilles, à sa périphérie du moins; mais ces fibrilles

sont dépourvues de stries transversales. Les muscles constitués de fibres de ce type sont dits *muscles lisses*.

Nous n'en dirons pas davantage de l'histologie du tissu musculaire.

Sans entrer non plus dans le détail des théories récentes relatives à son histogénèse, rappelons que Kölliker a montré que, chez les Vertébrés, au début de la vie embryonnaire, la fibre musculaire striée est une cellule fusiforme munie d'un noyau central. Peu à peu, cette cellule s'allonge, son noyau se multiplie, les noyaux secondaires provenant de cette multiplication émigrent à la périphérie et son protoplasma se constitue en substance fibrillaire qui se strie progressivement de la périphérie au centre. Au point de vue ontogénique donc, la fibrillation d'abord, la striation transversale ensuite seraient secondaires, et, il semblerait que la fibre lisse représente à certains égards un stade d'évolution ontogénique de la fibre striée.

Un examen superficiel permet de se rendre compte de ce que les muscles à structure striée sont généralement ceux qui ont la contraction la plus rapide. Le plus souvent au contraire les muscles à structure lisse se contracteraient lentement ; mais ils sont par contre susceptibles de soutenir leur contraction plus longtemps que les premiers. Le coefficient de raccourcissement de la fibre striée varie entre 25 et 60 p. 100 environ, pour les Mammifères tout au moins ; mais le plus souvent la disposition des pièces squelettiques empêche que, dans les conditions physiologiques, un muscle ne se raccourcisse de plus d'un tiers ou de plus d'un demi d'après d'autres auteurs¹. Le coefficient

1. « La longueur des faisceaux charnus d'un muscle est égale au double du raccourcissement que ce muscle peut subir ». Loi de Weber-Fick, citée par A. Roud : Mécanisme des articulations et des muscles de l'Homme. Paris-Lausanne, 1913.

de raccourcissement de la fibre lisse est encore mal précisé, mais tout porte à croire qu'il est plus élevé.

Chez les Vertébrés, les muscles du squelette, et, d'une façon plus générale, les muscles qui président à des mouvements intentionnels, ou à des mouvements secondairement devenus automatiques, comme ceux de la locomotion par exemple, sont des muscles striés. On dit quelquefois pour cela, suivant l'ancienne distinction des fonctions de la vie attribuée à Bichat, que les muscles de la vie animale ou de relation sont striés.

Les muscles viscéraux qui échappent à la volonté, n'obéissant qu'à des excitations émotives ou d'ordre réflexe, sont au contraire, on le sait, le plus souvent de structure lisse (le cœur est toutefois une exception bien connue); faisant abstraction de cette exception et de quelques autres, on dit quelquefois que les muscles de la vie organique ou végétative sont lisses.

Chacun des muscles du squelette comprend deux parties généralement très faciles à distinguer : une partie musculaire proprement dite et seule active, c'est elle que constituent les fibres musculaires striées; une partie inerte constituée de tissu conjonctif et à laquelle on donne le nom de tendon.

Dans le muscle, les fibres tendineuses d'un diamètre très inférieur à celui des fibres musculaires ont un agencement comparable au leur.

La position et l'importance respectives de ces deux parties varient pour chaque muscle particulier suivant des conditions qu'il convient d'établir.

Voici les notions de fait indispensables à l'intelligence des considérations qui vont suivre.

§ 2. — L'ÉTAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES
SUR LE DÉTERMINISME DE LA STRUCTURE STRIÉE DES MUSCLES¹

Le fait que, chez les Vertébrés par exemple, les muscles du squelette sont, envisagés dans leur ensemble, à la fois de contraction rapide et de structure striée, alors que les muscles des viscères sont à la fois de contraction habituellement lente et de structure lisse le plus souvent, conduit à penser non seulement qu'il existe un rapport entre la rapidité de la contraction et la structure striée des muscles, mais encore, et si l'on admet la légitimité des explications lamarckiennes, que la structure striée serait le résultat morphologique de la rapidité de la contraction, ou plus exactement de la brièveté et de la brusquerie de la secousse. Dans son très remarquable travail sur les propriétés optiques du tissu musculaire, F. Vlès² ne manque pas de noter qu'il ressort clairement des recherches des auteurs modernes, tant anatomistes que physiologistes, que les muscles ont, dans l'ensemble, quelle que soit leur fonction et quels que soient les animaux chez lesquels on les observe, d'autant plus de chances d'être striés que sont plus rapides les mouvements qu'ils commandent.

Des exceptions, il est vrai peuvent être invoquées, et Vlès cite, entre autres, le cas d'un Mollusque gastéropode, l'*Haliotis*, dont les muscles de la sole pédieuse sont lisses, alors

1. Au sujet des récents travaux sur le tissu musculaire, voir A. Prenant : Problèmes cytologiques généraux soulevés par l'étude des cellules musculaires, (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, t. XLVII, nos 5 et 6 ; 1911, et t. XLVIII, no 2, 1912.) Un résumé de cet important travail a paru dans la *Revue générale des Sciences*, 15. et 30 décembre 1912.

Ce paragraphe a déjà paru, mais en des termes assez différents de ceux-ci, dans les *Archives de zoologie expérimentale et générale*. Notes et Revue, 1919.

2. F. Vlès. Propriétés optiques des muscles. A. Hermann, Paris. 1911.

que sont nettement striés les moteurs de la radula dont les contractions ne semblent pas, à tout prendre, devoir être plus rapides. — Les Anguilles et les Tanches, poissons téléostéens adaptés à la vie sur les fonds vaseux, ont, par le fait d'une exception remarquable, une musculature intes-

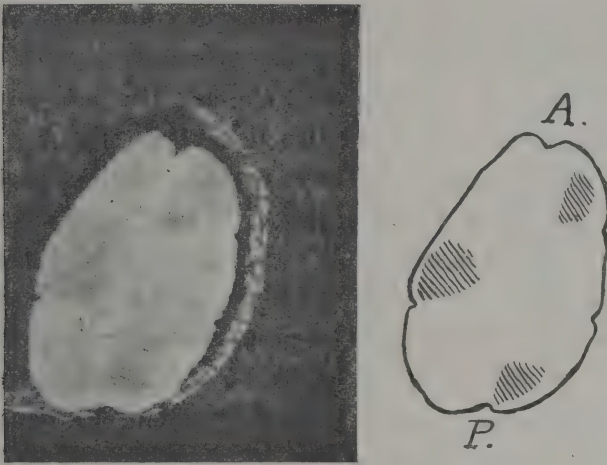


Fig. 49. — *Haliotis* rampant à la surface de la glace verticale d'un aquarium (Laboratoire maritime de Saint-Vaast la-Hougue). A droite, schéma de la sole pédieuse décalquée sur la photographie. Les régions marquées de hachures sur le schéma sont des centres de contraction existant en un même moment (on devine sur la photographie l'indication très peu accusée d'un quatrième centre de contraction en bas et à gauche). Ces centres varient de forme, se déplacent et se multiplient suivant la direction des mouvements de progression. — A., Région antérieure. — P., Région postérieure. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*).

tinale striée (Voir les recherches de Mahn 1898, et celles de Retterer et Lelièvre, 1909). Se basant sur un certain nombre de faits de ce genre, Vlès conclut que la condition *rapidité de la contraction* ne saurait suffire à expliquer la striation musculaire ; il pense que, d'une part le rythme alternatif régulier du mouvement, d'autre part ce qu'il appelle l'assujettissement à des liaisons mécaniques étroites

et constantes pourraient aussi intervenir pour la déterminer. Ce serait avec la première de ces conditions que serait en rapport la striation du muscle cardiaque, et ce serait avec la seconde, ainsi qu'avec la rapidité de la contraction que seraient en rapport la striation des muscles locomoteurs des Vertébrés et des Arthropodes. On conçoit que l'assujettissement à des liaisons mécaniques étroites et constantes est beaucoup mieux réalisé dans ces derniers muscles qu'il ne l'est dans le muscle pédieux de l'*Halotis* qui peut en somme se mouvoir dans plusieurs directions (Voir fig. 49).

Quoi qu'il en soit, de curieuses observations inclinent à penser que c'est, à tout prendre, la rapidité de la contraction qui conditionne surtout, et dans la plupart des cas, la striation musculaire. D'après Eimer, les muscles thoraciques des Mouches domestiques ne présenteraient, au printemps, aucune striation; la striation ne s'y développerait qu'à mesure que le vol s'établit. D'après Vosseler, elle disparaîtrait d'une façon transitoire des muscles de l'abdomen de l'Epeire, lorsqu'il se distend et s'immobilise sous l'accumulation des œufs avant la ponte.

Montrer que dans un seul et même organe considéré à travers un groupe zoologique homogène, la fibre musculaire est de plus en plus nettement striée lorsqu'elle se trouve soumise à des contractions de plus en plus rapides paraît être aussi un excellent moyen de faire ressortir le rôle de la fonction dans le déterminisme de la striation musculaire. On peut chercher dans les muscles adducteurs des Mollusques acéphales les éléments d'une telle démonstration.

Les Mollusques acéphales possèdent, on le sait, soit deux muscles adducteurs égaux (Dimyaires isomyaires : *Anodonta*, *Venus*, *Cardium*, *Tellina*, etc...) ou inégaux (Dimyaires anisomyaires : *Mytilus*), soit un seul muscle qui est toujours le

postérieur (Monomyaires : *Ostrea*, *Pecten*, etc.). Ces muscles, en se contractant, rapprochent l'une de l'autre les deux valves de la coquille qui s'écartent au contraire passivement, du fait de l'action automatique du ligament élastique de la charnière, lorsque les muscles adducteurs cessent de se contracter.

Les muscles adducteurs des Mollusques acéphales sont toujours constitués de deux parties : l'une, d'apparence nacrée, formée de fibres du type lisse ; l'autre, d'apparence vitreuse, opaque, formée de fibres d'aspect très différent suivant les cas. Chez quelques acéphales, ces fibres, décomposables en fibrilles sont nettement striées, du type général de celles des Vertébrés et des Arthropodes (*Pecten*, par exemple) ; chez d'autres, et c'est la plupart, elles affectent une apparence toute spéciale présentant à leur surface des losanges sombres plus ou moins réguliers, disposés en quinconces, ou qui, semblant confondus, dessinent des chevrons ou des bandes hélicoïdales sombres. (Voir fig. 50.) Ce second type de structure se retrouverait d'ailleurs



Fig. 50. — Fibre de la portion vitreuse du muscle adducteur de l'Huitre portugaise (*Gryphea angulata* Lmck). Cette figure vise seulement à donner un aspect d'ensemble d'une structure extrêmement difficile à représenter. Elle est à rapprocher de la figure 1 (planche IX) du mémoire cité de Marceau où la disposition des losanges paraît être plus schématisée encore qu'ici. (Archives de Zoologie expérimentale et générale.)

dans les muscles de nombreux autres Invertébrés, notamment chez les Annélides (*Arenicola* et *Nereis* par exemple).

Les fibres de la partie nacrée (fibres lisses) sont essentiellement adaptées à des mouvements lents et sou-

tenus. En effet, de très remarquables et déjà anciennes expériences de Coutance¹ d'une part et de von Jhering de l'autre ont montré que, chez un *Pecten maximus* Linné dont la portion vitreuse du muscle adducteur unique avait été sectionnée, la fermeture de la coquille s'opérait très lentement, mais lorsqu'une fois elle avait été réalisée les valves se maintenaient solidement occluses. Les fibres de la partie vitreuse au contraire (fibres à structure losangée et fibres à striations transversales) sont essentiellement adaptées à des mouvements brusques et rapides, mais peu soutenus. Coutance et von Jhering ont montré aussi que, chez un *Pecten* dont la portion nacrée du muscle adducteur avait été seule sectionnée, la fermeture de la coquille s'opérait brusquement, mais ne pouvait se maintenir. Marceau est venu appuyer les résultats de ces expériences fondamentales en faisant remarquer que, chez les Acéphales dont les valves baillent habituellement, la partie nacrée des adducteurs est absente ou très rudimentaire (*Solen*, *Lutraria*, *Pholas*)².

Il est démontré d'autre part (Anthony, Marceau) que les fibres de la partie nacrée ont un coefficient de raccourcissement plus élevé que celles de la partie opaque quelle que soit leur structure.

Il résulte clairement de ces faits qu'il existe, dans les muscles adducteurs des Acéphales, deux sortes de fibres, les unes lisses qui ont un coefficient de raccourcissement élevé et qui correspondent à des mouvements lents et soutenus (partie nacrée), les autres qui, ayant un coefficient de

1. A. Coutance : De l'énergie et de la structure musculaire chez les Mollusques acéphales. Paris, J.-B. Baillière. 1879.

2. Marceau : Recherches sur la morphologie, l'histologie et la physiologie des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Archives de Zoologie expériment. et gén.*, 5^e série 1909, page 298.

raccourcissement peu élevé et correspondant à des mouvements rapides et peu soutenus, possèdent tantôt une structure franchement et nettement striée, tantôt une structure très particulière qu'on peut provisoirement dénommer losangée, qui serait assez répandue d'une façon générale chez les Invertébrés, et, qui, enfin, apparemment du moins, diffère totalement de la structure vraiment striée (partie opaque ou vitreuse).

J'ai autrefois émis l'hypothèse que les fibres à structure dite losangée d'un grand nombre d'Acéphales (Huitre, Anodonte par exemple) représentent des stades morphologiques de passage entre les fibres lisses et les fibres striées transversalement, en quelque sorte des étapes fixées de la transformation progressive que peut subir la fibre musculaire sous l'influence des causes qui déterminent la striation, plus particulièrement les mouvements rapides ¹.

Se plaçant uniquement sur le terrain physiologique, Vlès ² d'autre part, en 1911, a émis l'opinion que ces fibres auraient, avec les conditions multiples qui déterminent pour lui la striation, un rapport moins accusé dans l'ensemble que les fibres vraiment striées. Suivant la manière de voir que j'ai proposée en 1903, les losanges sombres représenteraient les condensations protoplasmiques qui aboutissent à la constitution des disques sombres des fibres striées typiques (disques Q. Rollett, Vlès). Chez un animal tel que l'Anodonte ou l'Huitre, par exemple, il y aurait décalage régulier des parties sombres, ce qui expliquerait la disposition en quinconces et l'appar-

1. R. Anthony : Note sur la forme et la structure des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Bull. Soc. Philomathique*, 1904. (Communication faite le 26 déc. 1903.)

2. F. Vlès : *Loco citato*, page 335.

rence occasionnelle de chevrons qui résulterait probablement du fait que les losanges sombres de l'autre face de la fibre, vus par transparence, viendraient interrompre irrégulièrement les bandes claires interlosangiques qui dessinent une double hélice; en même temps, la fibrillation longitudinale ne serait point encore réalisée. Tout cela s'accorde bien avec les théories les plus accréditées du développement de la striation au cours de l'ontogénie individuelle¹.

Voilà près de cinquante ans que l'on discute sur la signification de la structure losangée de certaines fibres musculaires des Invertébrés; et, il suffit de se reporter au travail de Vlès ou au cinquième chapitre de l'étude de Prenant² pour voir immédiatement combien peu encore on est fixé à leur égard. L'interprétation que j'en proposais en 1903, et dont on peut trouver des analogues parmi les nombreuses théories antérieurement émises, par exemple, par Margo (1860) et par Schwalbe (1869), se base sur les arguments suivants :

1° Lorsque l'on examine chez différentes espèces de Mollusques acéphales la structure de la partie vitreuse d'un muscle adducteur, on constate tous les intermédiaires, tous les passages entre la structure lisse et la structure franchement striée. En effet, chez la Moule et la Tridacne, les fibres de cette partie vitreuse sont extrêmement peu différentes, et Marceau l'a bien noté³, de celles de la partie nacrée; chez d'autres types, les losanges sombres commencent seulement à apparaître; chez l'Huitre et l'*Unio*, ils acquièrent une suffisante netteté. Chez l'Anomie, et

1. Voir Prenant, *Locis citatis*.

2. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, XLVIII^e année, 1912, n^o 2.

3. Marceau, *Loco citato*, pages 352 et 253. Voir ci-dessous.

ce fait est extrêmement important, on ne saurait trop y réfléchir, la même fibre présente des régions où la structure nettement striée transversalement est visible et des régions aussi où on constate seulement la présence de losanges sombres disposés en quinconces et que je ne crois pas possible de différencier de ceux qu'on observe chez l'Huitre ou l'*Unio*. Chez le *Pecten* enfin, la structure striée typique est complètement réalisée, et la fibre musculaire d'un *Pecten* est aussi différenciée en somme que celle d'un Arthropode ou d'un Vertébré, présentant comme elle une fibrillation longitudinale complète.

D'ailleurs, à ces différents états histologiques correspondent des aspects macroscopiques différents. Chez la Moule par exemple, la partie vitreuse est à peine reconnaissable de la partie nacrée et le passage de l'une à l'autre est insensible. Chez l'*Unio* et l'Huitre, la différence d'aspect des deux parties est bien tranchée. Chez le *Pecten* enfin, ayant des fonctions très différentes, elles sont très différentes aussi d'aspect, nettement individualisées, séparées d'une façon absolue, figurant dans quelque mesure deux muscles placés côte à côte.

2° Il convient de bien insister sur le fait que ces différentes structures qui paraissent tendre de plus en plus à la striation transversale correspondent respectivement dans l'ensemble à des modes de fonctionnement qui tendent aussi de plus en plus vers la rapidité de la contraction, cette dernière atteignant, comme l'on sait, son maximum chez le *Pecten*, par exemple, dont les mouvements de nage bien connus sont produits par l'ouverture et la fermeture brusques et alternatives des valves (Voir P. Fischer¹,

1. P. Fischer : Note sur la natation du *Pecten maximus*, *Journal de Conchyologie*, t. XVII, p. 424, 1869.

Marey¹, R. Anthony², F. Vlès³, W. v. Buddenbrock⁴) et se réduisant, au contraire, à son minimum chez la Moule (Voir Marceau).

3° Le passage de la structure lisse à la structure losangée offre les caractères d'un processus étroitement adaptatif. — Dans un muscle de mouvement angulaire à fibres parallèles, la longueur des fibres également distantes de la charnière est nécessairement proportionnelle à leur coefficient de raccourcissement ; si pour toutes le coefficient de raccourcissement est identique, elles seront toutes égales ; si le coefficient de raccourcissement diffère, celles dont le coefficient de raccourcissement est le plus élevé devront être les plus courtes. Je reviendrai un peu plus loin sur ces considérations⁵. Or, les valves d'un Mollusque acéphale ont, de part la présence de l'animal qu'elles contiennent, une forme particulière et déterminée qui impose pour un point donné une certaine longueur à la fibre qui s'y attache. Les fibres constituantes des muscles adducteurs doivent donc, suivant leur situation, présenter des coefficients de raccourcissement différents. Le passage de la structure lisse à la structure losangée paraît bien correspondre à des modifications dans le coefficient de raccourcissement, d'une façon plus précise à une diminution du coefficient de raccourcissement. On peut, en conséquence, rigoureusement

1. Marey : La locomotion animale in *Traité de Physique biologique*, publié sous la direction de MM. d'Arsonval, Chauveau, Gariel et Marey, t. I, p. 239.

2. R. Anthony : Contribution à l'étude du mode de vie et de la locomotion du Pecten. *Bull. du Musée océanographique de Monaco*, n° 85, 18 nov. 1916.

3. F. Vlès : Mécanisme de la nage du Pecten. *Comptes rendus Académie des Sciences*, Paris, 1906.

4. W. von Buddenbrock : Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten, *Sitz. der Heidelberger Akad. der Wissenschaften*, 1911.

5. Voir pages 263 et suivantes.

déduire du relief des surfaces d'insertion le tracé sur la section transversale de la ligne qui sépare les deux sortes de fibres. Si les surfaces d'insertion sont des plans, la ligne de séparation est une droite ; si ce sont des surfaces courbes opposées par leur concavité, comme c'est le cas le plus habituel, la ligne de séparation est une courbe dont la concavité est dirigée vers la masse des viscères. Marceau, tout en reconnaissant que cette règle s'applique le plus souvent, n'y veut point voir une règle générale. Il est important de remarquer que, comme il s'agit ici de conclusions d'ordre rigoureusement géométrique, les exceptions ne peuvent être qu'apparentes ; l'analyse des faits doit, comme je le montrerai, nécessairement aboutir à les écarter, si elle est suffisamment approfondie ¹.

Ma façon d'interpréter les fibres musculaires à structure losangée des Mollusques acéphales n'a pas été adoptée par Marceau ² qui a repris après moi, mais avec beaucoup plus de détails, cette étude dont je lui avais signalé le très grand intérêt. Développant une conception dont l'origine remonte à Engelmann (1881), il considère que ces fibres sont constituées de fibrilles spiralées que représentent les espaces clairs interlosangiques, les losanges sombres n'étant qu'une apparence due, soit à l'entrecroisement de deux assises de fibrilles superposées, soit à la vision simultanée des fibrilles situées sur les deux faces opposées de la fibre (entrecroisement optique). Ce serait par ce dispositif très particulier que se réaliserait la rapidité de la contraction.

Il ne me semble pourtant pas que les arguments histologiques de Marceau soient suffisamment convaincants : aucune section longitudinale de fibre musculaire n'est

1. Voir pages 263 et suivantes.

2. Marceau : *Loco citato*, de la page 208 à la page 232.

figurée dans son mémoire, et l'on conviendra que cela eût été cependant d'importance toute première; d'autre part, pour un mémoire où la technique tient une si grande place, et où tout paraît être mis en œuvre pour trancher une question longuement débattue, les ressources que peuvent fournir les méthodes optiques ont été manifestement trop négligées. F. Vlès, qui est actuellement, sans aucun doute, l'un des hommes les plus compétents dans l'étude de la fibre musculaire, n'a pas non plus d'ailleurs étudié les phénomènes de polarisation sur les fibres à contraction rapide des adducteurs des Acéphales, mais de nombreux passages de son ouvrage fondamental¹ sont de nature à bien montrer qu'il est assez peu disposé à adopter les vues de Marceau.

D'autre part Marceau, bien qu'il la représente², n'explique pas, du moins de façon satisfaisante, et ceci est essentiel, la structure si particulière de l'adducteur de l'Anomie où l'on rencontre dans la même fibre des régions où la striation transversale s'accuse et d'autres régions où le type losangique paraît aussi nettement réalisé que dans une fibre de la portion vitreuse d'un muscle adducteur d'Huitre ou d'Anodonte.

1. F. Vlès, *Loco citato*. Voir 5^e partie, chapitre II, de la page 235 à la page 337. Par exemple : à la page 326, exposant les deux manières de voir, Vlès dit : « Nous y avons noté avec le signe (*sh*) les fibres dans lesquelles il y a, non une vraie striation transversale, mais une « striation hélicoïdale » ; ce cas prête en effet à l'équivoque, du fait qu'il peut être dû, soit à des fibrilles lisses enroulées en hélice (muscle à double striation oblique), soit à de fausses fibrilles hélicoïdales simulées par des stries Q régulièrement décalées les unes par rapport aux autres et appartenant à des fibrilles longitudinales vraiment striées » ; à la page 329, il note que les fibres à soi-disant structure hélicoïdale du cœur de nombreux acéphales (*Cardium*, *Dosinia*, *Solen*, *Tellina*) ont été ramenées par Marceau lui-même au type à striation vraie avec fibrilles longitudinales, mais à stries décalées ; à la page 330, il observe que le muscle pédieux de la Nucule présente l'aspect d'une striation hélicoïdale, mais que les décalages brusques qu'il représente Fig. 76, rendent très improbable une striation par fibrilles hélicoïdales ; etc.).

2. Marceau : *Loco citato*. Pl. IX, fig. 2 et 3. Comparer la figure 2 (Anomie) à la figure 1 (type Huitre, Anodonte, etc.).

D'autre part encore, il doit paraître étrange que deux animaux aussi voisins par l'ensemble de leur organisation que le sont l'Huitre et l'Anodonte d'une part, l'Anomie et le *Pecten* d'autre part, présentent, dans les parties similaires d'un même organe, des types de structure intime si fondamentalement différents qu'ils ne puissent être ramenés l'un à l'autre.

Enfin, il convient de remarquer, que l'apparence de fibrilles hélicoïdales peut résulter de la vision simultanée des losanges sombres existant sur les deux faces de la fibre, ceux de la face profonde ne se superposant pas exactement à ceux de la face superficielle. Notons au surplus que si les losanges sombres n'étaient que des apparences dues à un entre-croisement de fibrilles, ils ne devraient pas, suivant leurs dimensions mesurées d'un côté à l'autre, dépasser le calibre des fibrilles; or, ils le dépassent manifestement et Marceau l'a lui-même constaté. (Voir Pl. IX, fig. 1 de son mémoire.)

Toutes réserves faites relativement aux résultats que pourront fournir de nouvelles recherches, soit par le seul examen du matériel frais après dissociation à l'acide azotique à 20 p. 100 par exemple (procédé que j'ai employé surtout), soit par l'association des méthodes de l'optique et des techniques histologiques diverses à ce procédé trop simple d'investigation, il est bien établi que dans les muscles adducteurs des Mollusques acéphales, nous assistons, à mesure que la rapidité de la contraction augmente, au passage des fibres du type lisse aux fibres du type losangé, puis à celles du type strié transversalement. Les choses se présentent, comme si ces divers types de structure figuraient une adaptation progressive du protoplasma à des contractions de plus en plus rapides.

La question de l'interprétation des fibres à structure losangée des muscles adducteurs des Mollusques acéphales est extrêmement complexe et difficile ; je partage l'avis de Vlès¹ : le dernier mot ne m'y paraît point dit.

Qu'on me permette pour en finir d'indiquer une observation à faire et que la seule impossibilité de me procurer les matériaux utiles m'a jusqu'ici empêché de réaliser. Il existe sur nos côtes un acéphale monomyaire, l'*Hinnites* qui vit fixé par l'une de ses valves, à la manière des Spondyles. Sa fixation est assez tardive, comme permet d'en juger l'examen de la coquille et de ses stries d'accroissement. Or, l'*Hinnites* n'est en réalité qu'un *Pecten* très comparable, ou même peut-être identique, au *Pecten varius* Linné ; il ne paraît donc pas douteux que, pendant toute sa vie libre, la partie vitreuse de son muscle adducteur soit formée de fibres du type strié transversalement, comme chez tous les Pectens. Quelle est la structure de ces mêmes fibres chez l'*Hinnites* fixé depuis longtemps ? Les voit-on passer, lorsque la fixation s'établit, de la structure striée à la structure losangée ou à quelque autre type de structure correspondant à la perte des mouvements rapides qui caractérisent les Pectens ? Si ce passage se fait, comment et par quels degrés se fait-il ? Les constatations de Vosseler sur l'*Epeire* autorisent à escompter d'intéressants résultats. En tous cas, la recherche est à faire, et fournirait peut-être, dans un sens ou dans l'autre, un argument décisif.

Comment se fait-il qu'une contraction plus rapide entraîne la striation ? Il faut reconnaître que sur ce point, en dépit des tentatives d'explication nos informations sont encore peu avancées.

1. Vlès, *Loco citato*, page 326.

Vlès a émis une hypothèse qui, dans l'état actuel de nos connaissances, paraît en somme la plus plausible.

Il compare le phénomène de la striation à celui mal connu encore de la formation des rides (Bjerknes 1909), des ripplemarks par exemple : en soumettant à un ébranlement oscillatoire des couches très minces de solutions colloïdales contenant un précipité quelconque, il est parvenu à obtenir des figures se rapprochant beaucoup de celles des striations musculaires.

Il a tenté d'autre part la même expérience sur des tentacules d'Actinies lesquels sont, comme l'on sait, constitués de fibres lisses. Cette expérience qui avait été indiquée et préconisée par Dogiel en 1876 ne lui a point donné, il est vrai, de résultats absolument concluants, mais tout laisse à penser que c'est là la véritable voie à suivre, et que les perfectionnements techniques de l'avenir nous conduiront par elle à une théorie admissible du déterminisme de la striation musculaire¹.

Il y aurait lieu également d'étudier le déterminisme des différences structurales que présentent les deux types bien connus de muscles striés, le type pâle et le type foncé que l'on rencontre réunis dans la plupart des organismes vertébrés ; chez la Poule, par exemple, les muscles des membres antérieurs sont pâles, alors que ceux des membres postérieurs sont foncés, de même, chez le Lapin, la plupart des muscles sont pâles quelques-uns présentant seulement le type foncé, et, il en est de même chez les Poissons où les fibres foncées ont aussi des localisations très précises. Au point de vue structural, les muscles foncés présenteraient la particularité d'être plus riches en sarco-

1. Voir aussi à ce sujet : Prenant. *Revue générale des Sciences*, 30 déc. 1912.

plasma et moins riches en substance contractile différenciée, d'avoir aussi des noyaux plus nombreux que les muscles pâles. On sait depuis Ranvier que ces derniers se contractent plus rapidement que les premiers, mais ont une contraction moins soutenue¹.

Il ne semble pas, étant donné l'insuffisance de nos connaissances actuelles, qu'on puisse dans ce cas particulier nettement exprimer les rapports de l'aspect et de la structure avec la fonction. L'aspect d'ailleurs semble moins compter que la structure. Ranvier a vu que, chez le Lièvre où tous les muscles sont foncés, ceux qui correspondent aux muscles blancs du Lapin (grand adducteur et jumeaux par exemple) ont aussi leur structure et leurs réactions physiologiques sans avoir pourtant leur aspect².

§ 3. — LES LOIS GÉNÉRALES DU DÉTERMINISME DE LA LONGUEUR ET DU VOLUME DES MUSCLES

Conséquences mathématiques des propriétés physiologiques fondamentales des muscles, les lois les plus générales de leur morphogénie peuvent s'exprimer dans les termes suivants :

α . La *longueur* d'un élément musculaire est proportionnelle à l'amplitude du mouvement qu'il commande, toutes choses égales d'ailleurs relativement à son coefficient de raccourcissement (pour un mouvement de même amplitude, on conçoit que la longueur de la fibre contractile doive

1. Voir Ranvier : Propriétés et structure différentes des muscles rouges et des muscles blancs chez les lapins et chez les raies. *C. R. Académie des Sciences*, 1873.
Id. : Traité technique d'Histologie, 1875-1882.

2. Ranvier : Des muscles rouges et des muscles blancs chez les Rongeurs. *C. R. Académie des Sciences* 1887.

Id. : Des muscles de la vie animale à contraction brusque et à contraction lente chez le Lièvre. *C. R. Académie des Sciences*, et, recueil paru chez Gauthier-Villars, 1887-1892.

être en raison inverse de son coefficient de raccourcissement).

β. Le *volume* d'un muscle exprimé par la surface de sa section transversale est proportionnel à la puissance de l'effort qu'il doit déployer au moment de sa contraction pour accomplir un travail déterminé.

Il y a plus de deux cents ans, Borelli, professeur à Naples¹, connaissait déjà et avait formulé ces deux lois fondamentales de la morphogénie musculaire.

α. — LA LOI DE LA LONGUEUR

Cette loi découle de ce qu'en se contractant une fibre musculaire se raccourcit d'une fraction déterminée de sa longueur; si pour obtenir un déplacement égal à x , il faut que la fibre envisagée ait une longueur égale à l , pour obtenir un déplacement égal à $2x$ il faudra qu'elle ait une longueur égale à $2l$. Il y a donc un rapport nécessaire entre l'amplitude du mouvement et la longueur des fibres qui le commandent².

On conçoit que la loi de la longueur doit s'appliquer aussi bien aux cas où le muscle comprend plusieurs fibres qu'à ceux où il est constitué d'un seul élément, qu'elle doit s'appliquer aussi quelle que soit la disposition de ces dernières les unes par rapport aux autres.

J. Guérin³ en vérifia l'exactitude en observant qu'à la

1. Borelli : *De Motu Animalium*, 1679. Voir à ce sujet : Marey : *La Machine animale. Bibliothèque scientifique internationale*, 3^e édition, Paris, Germer Baillière. 1882. (Chapitre VII).

2. Nous verrons plus loin, qu'il n'est pas exact de dire, en se plaçant au point de vue morphogénique général, que l'amplitude du mouvement règle la longueur de la fibre. Ce qu'il faut dire c'est que la longueur de la fibre, dépendant elle-même d'un mécanisme complexe que nous étudierons, règle l'amplitude du mouvement.

3. Voir J. Guérin : *Essai de Physiologie générale*. Paris. Bureau de la *Gazette médicale*, 1868.

suite de certaines ankyloses modifiant considérablement l'amplitude d'un mouvement, il se produit un raccourcissement notable des fibres musculaires qui le commandent et en faisant remarquer aussi que le diaphragme de l'enfant dont les mouvements respiratoires sont de très grande amplitude a un centre aponévrotique beaucoup moins étendu que celui des vieillards. D'autre part, en 1883, W. Roux¹ vit, en examinant un grand nombre de cadavres humains, que si la valeur angulaire des mouvements de rotation du radius sur le cubitus varie de 120 à 187°, la longueur des fibres du muscle carré pronateur varie aussi dans le même rapport.

Par son expérience célèbre de la résection partielle du calcaneum chez le Lapin (1887), Marey² donna enfin la vérification définitive de la loi de la longueur. Réduisant la longueur du bras de levier calcanéen, il diminuait l'amplitude du mouvement angulaire décrit par le point d'insertion du tendon d'Achille. Il obtint consécutivement un raccourcissement des fibres musculaires des gastrocnémiens.

L'expérience de Marey fut souvent répétée et toujours confirmée : en 1896, Joachimsthall³ la reprit sur le chat ; puis, en 1903, Demoor⁴ la répéta encore sur le chien et le lapin en en variant infiniment les conditions. L'occasion me fut aussi personnellement donnée de vérifier (1901)⁵ l'exactitude des résultats obtenus par Marey

1. W. Roux : Ueber die Selbstregulation der Morphologischen Länge des Skelettmuskeln des Menschen. *Jenaisches Zeitschr. f. Naturwiss.* N. F. Bd. XVI, 1883.

2. E.-J. Marey : Recherches sur la morphogénie des muscles. *C. R. Académie des Sciences*, Paris, 1887.

3. Joachimsthall : *Loco citato*.

4. Demoor : *Loco citato*.

5. R. Anthony : *Bull. et Mém. Soc. Anthropol.*, Paris, 1901.

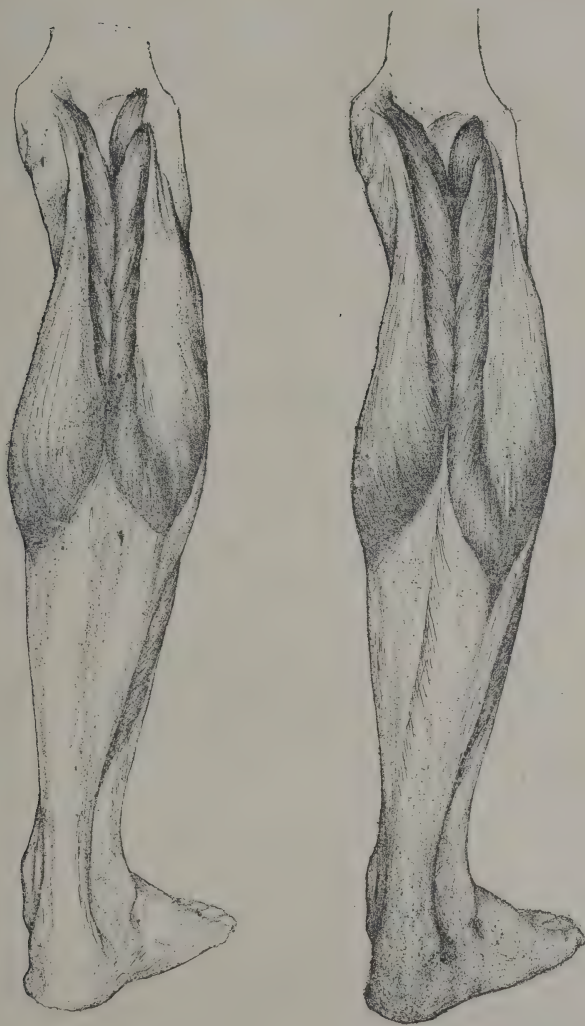


Fig. 51. — Jambe droite de Nègre de l'Oubanghi à droite; et de Blanc à gauche. Cette figure est destinée à montrer la plus grande longueur des corps musculaires des gastrocnémiens chez le Nègre que chez le Blanc. Elle montre en outre que, alors que chez le Blanc le gastrocnémien interne descend légèrement plus bas que l'externe, on observe chez le Nègre la disposition inverse (fait antérieurement constaté par CHUDZINSKI chez un Nègre de la Guadeloupe). $\frac{1}{4}$ de G. N.

sur un renard dont le calcanéum accidentellement brisé

présentait une réduction notable de sa portion libre.

A un point de vue particulier, il devenait alors possible de comprendre le fait bien connu que les corps musculaires des gastrocnémiens des Nègres descendent plus bas que ceux des Blancs. Marey avait cru d'abord que les nègres devaient posséder aussi un calcanéum plus long que

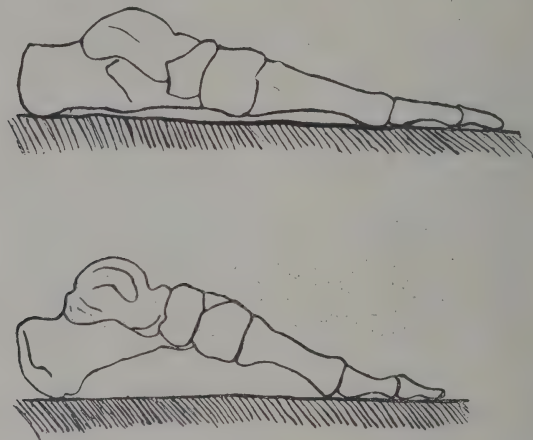


Fig. 52. — Squelette du pied (face latérale interne) : du Nègre (en haut), du Blanc (en bas). Pour montrer chez le second la voûte longitudinale et l'inclinaison du calcaneum d'où résulte un raccourcissement du bras de levier calcanéen. (*Bullet. et Mém. de la Soc. d'Anthropologie de Paris*).

celui des blancs. Il n'en est rien en réalité, et les chiffres de Volkov¹ ont montré que les nègres et les blancs n'offrent pas de différence sous ce rapport.

La loi de la longueur ne se trouve cependant pas en défaut : chez le blanc la voûte longitudinale plantaire est très accusée, alors qu'elle est généralement à peu près nulle chez le nègre ; il s'ensuit que le grand axe du calcaneum du blanc est très oblique par rapport au sol alors

1. Th. Volkov : Variations squelettiques du pied. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 1905.

que celui du calcaneum du nègre lui est sensiblement parallèle. Chez le premier le bras de levier effectif a donc une bien moindre longueur, ce qui explique la moindre longueur concomitante des fibres musculaires des gastrocnémiens.

Une autre exception apparente au principe de la longueur, mais qui en réalité le confirme encore, a été signalée et expliquée par G. Weiss¹; c'est celle du muscle masséter qui, commandant des mouvements de très faible amplitude, paraît cependant avoir une longueur de fibre considérable, si l'on en juge par la distance de ses points d'insertion, et l'apparence qu'a la substance contractile de s'étendre sans interruption de l'arcade zygomatique au bord inférieur de la mandibule.



Fig. 53. — Schéma destiné à montrer la disposition architecturale que présentent, d'après G. Weiss, les faisceaux musculaires du masséter.

Lorsqu'on analyse ce cas on se rend compte de ce qu'il obéit aussi à la loi générale.

Weiss rapporte en effet que « les fibres musculaires se groupent par petits ventres ayant chacun le tiers de la longueur totale du muscle. Les petits ventres prolongés chacun par deux tendons se disposent de façon à occuper des hauteurs différentes ».... ce qui fait qu'ils n'additionnent pas leurs épaisseurs. Et c'est ainsi que le muscle paraît

1. G. Weiss : Le muscle dans la série animale. *Revue générale des Sciences*, 15 et 30 déc. 1901.

Voir aussi G. Weiss in *Traité de Physique biologique* publié sous la direction de d'Arsonval, Gariel, Chauveau et Marey.

en somme beaucoup plus long qu'il ne l'est en réalité.

Le muscle ischio-coccygien présenterait la même particularité que le masséter. Les corps musculaires qui le constituent, dit Farabœuf, ne dépassent pas la grosseur d'un grain de blé.

β. — LA LOI DU VOLUME

« La proportionnalité du volume de la matière qui travaille au travail qui est effectué se retrouve, dit Marey¹, dans tous les cas où une force motrice se manifeste. » La loi du volume des corps musculaires n'est qu'un cas particulier d'une loi mécanique plus générale.

Etant donné que l'action d'une force est proportionnelle à la longueur du bras de levier sur lequel elle agit, on conçoit que, pour un travail déterminé, un muscle devra être d'autant plus volumineux que son bras de levier sera plus court.

Par son expérience célèbre de 1887², Marey avait espéré pouvoir apporter aussi la confirmation directe de loi du volume et établir entre la puissance de l'effort et le volume transversal du muscle un rapport de cause à effet. Réséquant la portion moyenne du calcanéum, il raccourcissait ainsi le bras de levier sur lequel agissent les gastrocnémiens et pensait obtenir consécutivement une augmentation compensatrice de leur volume comme il avait obtenu un raccourcissement de leurs fibres ; ses prévisions sur ce point ne furent pas réalisées, et, Joachimsthall³ ne fut pas plus heureux. De mon côté je n'ai pas observé non plus

1. Marey : *La Machine animale*, 3^e édit. page 63.

2. Marey : *C. R. Acad. des Sciences*, 1887.

3. Joachimsthall : *Loco citato*.

d'augmentation de volume des gastrocnémiens chez le Renard dont le calcaneum reproduisait, à la suite d'une lésion accidentelle, la disposition de celui du lapin opéré par Marey¹.

Les raisons qui empêchèrent dans ces cas le résultat attendu de se produire sont évidemment complexes. Peut-être faudrait-il supposer que l'immobilisation consécutive à l'opération subie aurait amené une diminution de volume du muscle gastrocnémien et que ce dernier n'avait point encore eu le temps de s'accommoder aux nouvelles conditions de son fonctionnement lorsque mourut l'animal.

En dépit des insuccès expérimentaux², il est cependant certain que le volume du mollet des blancs est plus considérable que celui du mollet des nègres où le bras de levier calcanéen est physiologiquement plus long.

De quelle manière un muscle augmente-t-il son volume lorsqu'il augmente de puissance ?

Il semble que se produise d'abord une augmentation du sarcoplasme remplissant les interstices compris entre les fibrilles, puis une augmentation du nombre de ces dernières par division longitudinale, et, enfin l'augmentation du nombre même des fibres.

§ 4. — LE MUSCLE DE MOUVEMENT PARALLÈLE ET LE MUSCLE DE MOUVEMENT ANGULAIRE

Les muscles du squelette semblent pouvoir, suivant la nature des mouvements auxquels ils commandent, être répartis en deux grandes catégories : les muscles de mou-

1. R. Anthony : *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 1901.

2. Voir cependant page 309, l'exposé d'un des résultats des expériences de Demoor, *loco citato*.

vement parallèle et les muscles de mouvement angulaire.

Tous les mouvements, même les plus compliqués paraissent pouvoir en dernière analyse se réduire à l'un quelconque de ceux-là. Les muscles de mouvement parallèle sont rares dans l'économie des Vertébrés ; peut-être même, à rigoureusement parler, n'en n'existe-t-il aucun ; à titre d'exemples on peut citer cependant ceux qui chez les Mammifères vont du sternum au larynx et à l'os hyoïde. Chez les Invertébrés, il est également malaisé d'en trouver des exemples typiques, et les Brachiopodes inarticulés qui sembleraient *a priori* devoir en fournir, n'en offrent en réalité que de très discutables. On sait par exemple que chez la *Crania* l'écartement des valves dont le mécanisme est d'ailleurs mal connu est toujours plus accusé en avant qu'en arrière, et, il en résulte que les muscles adducteurs ne peuvent fonctionner que comme des muscles de mouvement angulaire. Chez les *Lingula* d'autre part, les valves pivotant, en raison de leur gauchissement, autour d'un axe transversal, les muscles adducteurs, aussi bien que l'abducteur, sont en réalité aussi des muscles de mouvement angulaire.

On peut appeler muscle de mouvement angulaire celui qui a pour effet étant donnée une articulation angulaire typique, c'est-à-dire assimilable à un compas, de rapprocher ou d'écarter l'un de l'autre les deux rayons, qu'ils soient tous deux également mobiles, ou que l'un d'eux seul soit mobile, l'autre restant fixe. S'il rapproche les deux rayons, le muscle est dit de flexion angulaire, et il est placé, dans l'ouverture de l'angle, s'il les écarte il est dit d'extension angulaire et il est situé du côté opposé.

Le brachial antérieur de l'Homme et des Singes, les adducteurs des valves des Mollusques acéphales et des Bra-

chiopodes articulés sont des types de muscles de flexion angulaire. Le deltoïde serait au contraire un muscle d'extension angulaire.

En réalité, cette distinction entre muscles fléchisseurs et muscles extenseurs est toujours à quelque degré artificielle. Le triceps du bras par exemple peut être considéré comme un muscle fléchisseur si l'on envisage l'angle que fait la direction de l'olécrane avec celle de l'humérus.

Les articulations permettant des mouvements de circumduction, comme l'épaule de l'homme par exemple, ne sont autre chose que des articulations de mouvement angulaire dans lesquelles le rayon habituellement mobile engendre avec le rayon habituellement fixe un plan pouvant sans cesse varier.

Les muscles des mouvements de circumduction ne sont donc en réalité que des muscles de mouvement angulaire du type ordinaire disposés les uns à côté des autres suivant une sorte d'éventail ou de manchon tel le deltoïde pour l'articulation scapulo-humérale de l'Homme et des Singes, d'une façon plus générale de tous les Mammifères claviculés. De même, les muscles qui président aux mouvements de rotation peuvent également être ramenés aux muscles typiques de mouvement angulaire.

Devront encore être classés parmi les muscles de mouvement angulaire ceux qui commandent à plusieurs articulations à la fois : les ischio-tibiaux par exemple qui agissent sur l'articulation de la hanche et sur celle du genou. Au lieu d'agir sur deux articulations seulement, le muscle peut même agir sur un nombre d'articulations plus considérable : le sterno-mastoïdien de l'Homme, le sterno-maxillaire du Cheval, le mastoïdo-huméral de tous les Mammifères non claviculés ont pour effet de plier la colonne

cervicale et de rapprocher la tête du sternum ou du bras ou inversement ; ils agissent à la fois sur toutes les articulations vertébrales duc ou, et, peuvent être, à la limite, considérés comme tendant à rapprocher les deux extrémités d'un arc de cercle. Il en est de même jusqu'à un certain point des muscles du type du grand droit de l'abdomen.

Tous ces muscles peuvent être ramenés à des muscles de rapprochement angulaire, et, ils constituent en quelque sorte la transition entre les muscles de mouvement angulaire et les muscles de mouvement parallèle ; ce sont eux qui permettent de dire qu'à rigoureusement parler ces derniers n'existent point en fait, dans la plupart des cas.

Dans les cas typiques et schématiques comparables à celui du compas, l'axe articulaire serait perpendiculaire à l'axe des rayons osseux qui se déplaceraient par conséquent l'un par rapport à l'autre sensiblement dans un même plan. De plus les surfaces articulaires seraient des surfaces de révolution.

Par l'observation méthodique et minutieuse d'un grand nombre d'articulations chez des Mammifères variés, on arrive toutefois à se rendre compte de ce que, dans beaucoup de cas, d'une part l'axe articulaire n'est pas strictement perpendiculaire à l'axe des rayons osseux, d'autre part de ce que les surfaces articulaires, au lieu d'être de simples surfaces de révolution, sont plus ou moins hélicoïdales ou en pas de vis¹.

On a même soutenu que toutes les articulations étaient construites sur ce type. Langer et Meissner regardent la trochlée humérale de l'Homme comme une surface articulaire en pas de vis.

¹ Voir à ce sujet Goodsir, et, surtout Pettigrew : *Animal Locomotion*, 1874, pages 23 à 29.

Lorsque ces dispositions sont très accentuées, elles s'accompagnent d'une obliquité marquée des muscles moteurs par rapport aux axes osseux et paraissent être alors en rapport avec la possibilité d'un plus complet rapprochement de ces axes¹.

D'une façon générale, chez tous les Mammifères, l'articulation tibio-astragalienne présente à un degré quelconque

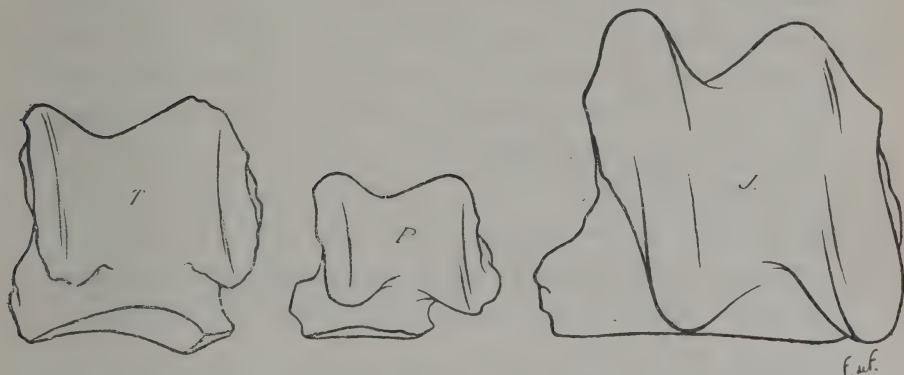


Fig. 54. — Astragales gauches de *Tapirus indicus* G. Cuv. (T.). (Coll. Anat., comp. du Museum n° 4913-314), de *Palæotherium crassum* G. Cuv. (P), de Cheval (Jument tarbaise (J). Face antérieure. Pour montrer l'obliquité de la poulie astragalienne et son contournement en pas de vis, dispositions qui atteignent leur maximum chez le Cheval. $\frac{1}{2}$ de G. N.

ce caractère qui atteint son maximum de netteté chez certains Ongulés périssodactyles adaptés à la course rapide.

Chez le Cheval par exemple, la poulie astragalienne est nettement en pas de vis et son axe longitudinal très fortement oblique sur celui de l'extrémité antérieure de l'os. D'autre part, au lieu que ce soit le muscle jambier antérieur seulement qui s'insère en sautoir, comme il le fait toujours, sur le squelette de la jambe, suivant une direction inverse de celle

1. Pour Hultkranz et Fischer l'articulation du coude de l'homme ne serait ni une charnière typique, ni une articulation en pas de vis, mais une articulation où l'axe de rotation se déplacerait constamment pendant le mouvement.

de la poulie, et, paraissant de ce fait jouer un rôle important dans ce qu'on appelle la torsion tibiale, tous les muscles fléchisseurs du pied (long extenseur de l'orteil unique et péroniers latéraux) tendent ici à participer à cette disposition.

Si on considère ces muscles en bloc on voit en effet que leur direction est à peu près la même, et, que le long extenseur de l'orteil et le jambier antérieur ont de puissants faisceaux d'anastomose.

L'ensemble de cette disposition est moins marquée chez le Tapir, animal appartenant au même groupe zoologique que le Cheval, mais infiniment moins spécialisé que lui en ce qui concerne l'adaptation à la course.

De même, le *Palaeotherium* fossile se rapproche beaucoup du Tapir par les caractères de son astragale, et, il est bien probable qu'il présentait comme lui une indication des dispositions musculaires que l'on constate chez le Cheval.

§ 5. — ÉTUDE THÉORIQUE DU MUSCLE DE MOUVEMENT PARALLÈLE

α. — CAS D'UNE FIBRE UNIQUE

Soient deux points a et b tous deux mobiles ou dont l'un seulement, b par exemple, est mobile, l'autre a restant fixe ; supposons que la condition posée soit d'amener b en b' , c'est-à-dire de lui faire parcourir un chemin égal au quart de la longueur qui sépare b de a . Considérons un muscle élémentaire s'étendant de a à b et auquel par hypothèse nous attribuerons un coefficient de raccourcissement de précisément 25 p. 100, c'est-à-dire de $1/4$ ¹. Pour que ce muscle

1. Dans les conditions normales du fonctionnement, le raccourcissement qu'un muscle subit est toujours inférieur au raccourcissement maximum qu'il pourrait subir. (Voir page 216). Ceci est avantageux dans l'ensemble, car à mesure qu'un muscle se raccourcit sa force de contraction diminue. Pour la commodité de l'exposé, je ne tiendrai pas compte de cette particularité physiologique.

en se contractant amène b en b' , il est évidemment nécessaire que sa substance contractile occupe, lorsqu'il est à l'état de repos, tout l'espace compris entre a et b (voir fig. 55).

Mais supposons que le point mobile étant beaucoup plus éloigné de a , en c par exemple, le problème consiste à l'amener en c' , c'est-à-dire à lui faire parcourir une distance $cc' = bb'$. Une fibre de longueur égale à ab possédant un coefficient de raccourcissement de 25 p. 100 sera nécessaire et suffisante pour effectuer ce déplacement, mais il est manifeste qu'elle ne pourra occuper toute la longueur de distance comprise entre les deux points a et c . Il y aura une longueur égale à bc qu'elle n'occupera pas et où elle sera remplacée par du tendon (voir fig. 56).

Suivant les circonstances, le segment musculaire ab pourra occuper une position quelconque sur ac .

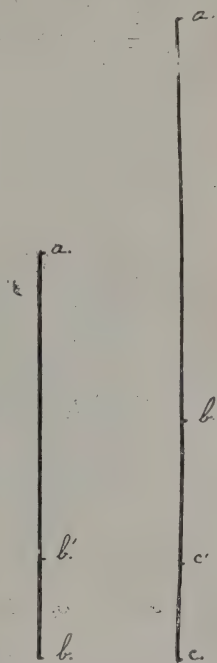


Fig. 55. Fig. 56.

Si, au lieu d'une seule fibre, il existe une série de fibres, deux cas peuvent se présenter : les fibres peuvent être parallèles ; elles peuvent être convergentes.

3. — CAS DE PLUSIEURS FIBRES PARALLÈLES

Soient deux axes a et b , b étant seul mobile. La condition posée est d'amener b en b' , c'est-à-dire de lui faire

parcourir un trajet égal au quart de la distance qui sépare a de b . Supposons une série de fibres musculaires parallèles

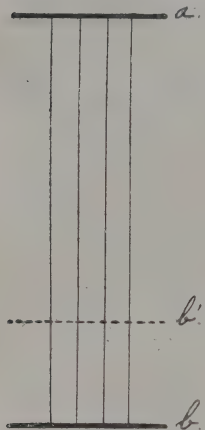


Fig. 57.

s'étendant de a à b et ayant un coefficient de raccourcissement précisément de 25 p. 100, c'est-à-dire de $1/4$; dans chacune de ces fibres la substance musculaire devra, comme dans le cas d'une fibre unique, occuper tout l'espace compris entre a et b pour pouvoir amener b en b' (voir fig. 57). Mais supposons que l'axe mobile soit beaucoup plus éloigné de a , en c par exemple, et, que le problème consiste à l'amener en c' , point également distant de c que b' l'est de b .

Il est manifeste qu'un

ensemble de fibres ayant une longueur égale à ab avec un coefficient de raccourcissement de 25 p. 100 pourra effectuer ce déplacement, mais il est manifeste aussi que ces fibres ne pourront occuper toute la longueur comprise entre les deux lignes a et c , et que chacune d'elle sera munie d'un tendon égal à $ac - ab$, c'est-à-dire à bc (voy. fig. 58).

Pour chacune de ces fibres le segment contractile pourra occuper une position quelconque entre a et c (voir fig. 59). Roux a en effet remarqué que les muscles qui s'insèrent à leurs deux extrémités sur des aponévroses tendi-

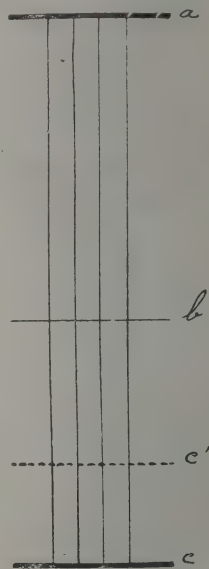


Fig. 58.

neuses (lesquels peuvent bien en somme être considérés comme des muscles de mouvements parallèles) présentent

les mêmes accidents se reproduisant en sens inverse aux limites que leur substance contractile offre avec le tendon (voy. fig. 60).

Si nous supposons maintenant des muscles composés de fibres semblables s'insérant, non plus sur des lignes, mais sur des surfaces, nous voyons qu'ils sont absolu-



Fig. 59. — Fibres contractiles (trait épais) occupant dans un muscle de mouvement parallèle à fibres parallèles une position quelconque par rapport aux fibres tendineuses (trait mince). Dans la dernière fibre la substance contractile est répartie en deux segments.



Fig. 60. — Destinée à montrer la reproduction en sens inverse des accidents de la ligne de séparation musculo-tendineuse dans un muscle de mouvement parallèle à fibres parallèles. La substance contractile est représentée par une teinte noire uniforme.

ment soumis aux mêmes règles. Si la distance qui sépare les surfaces d'insertion est plus considérable que la longueur de substance contractile correspondant à l'amplitude du mouvement à effectuer, chacune de ces fibres sera munie d'un tendon. Si le tendon se trouve réparti aux deux

extrémités, et cela d'une façon différente pour chaque fibre, les limites de la substance contractile et de la substance tendineuse seront constituées par des surfaces irrégulièrement courbes, ondulées si l'on peut dire, et dont les accidents se reproduiront en sens inverse à chaque extrémité du muscle proprement dit. Le muscle de mouvement parallèle à fibres parallèles entièrement musculaires aura toujours par définition la forme d'un solide dont les sections perpendiculaires à la direction des fibres seront semblables et égales en surfaces. Si ses fibres sont au contraire munies de tendons, ces derniers pourront, si certaines circonstances interviennent, se rapprocher en raison de leur diamètre moins considérable que celui des fibres contractiles, et, le muscle pourra alors affecter une forme en fuseau soit à ses deux extrémités, soit à une seule, et, tendre dans ce dernier cas au muscle à fibres convergentes à l'étude duquel on va maintenant passer.

γ. — CAS DE PLUSIEURS FIBRES CONVERGENTES

Supposons que des circonstances interviennent qui obligent un muscle composé de plusieurs éléments à limiter l'une de ses insertions. Soit par exemple une ligne ab et un point c . Le problème consiste à amener c en c' c'est-à-dire en un point situé au quart de la distance comprise entre ab et c (voir fig. 61).

Si les fibres ont toutes un coefficient de raccourcissement de 25 p. 100, c'est-à-dire de $1/4$, la fibre s'insérant perpendiculairement de c sur ab devra avoir une longueur de substance contractile égale à pc , c'est-à-dire qu'elle devra être entièrement musculaire.

Une fibre telle que bc se raccourcissant, lorsque c va en

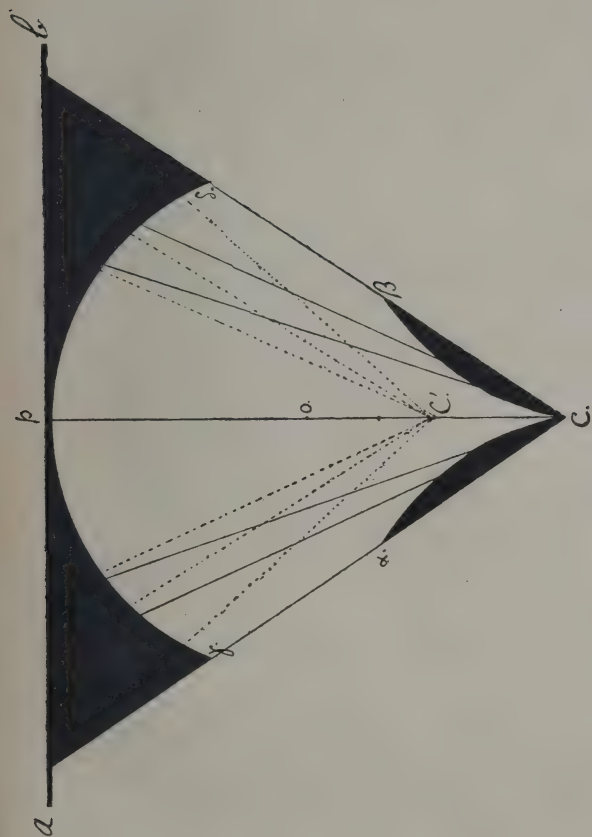


Fig. 61.

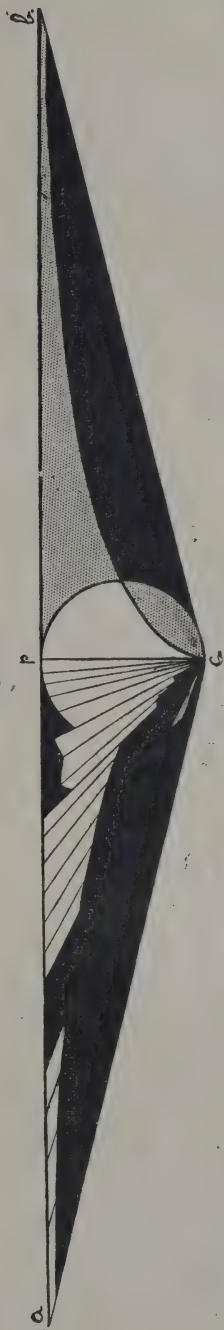


Fig. 62. — Construction destinée à montrer la disposition relative possible des fibres musculaires et des fibres tendineuses dans un muscle de mouvement parallèle à fibres convergentes ayant les caractéristiques que nous avons supposées et dont les fibres contractiles ne peuvent débiter que soit du côté de a b , soit du côté de c . — Du côté gauche de la figure, il a été donné aux fibres musculaires et aux fibres tendineuses (teinte noire) une disposition relative quelconque. — Du côté droit, la teinte blanche représente les parties qui sont toujours et nécessairement musculaires; la teinte noire représente les parties qui, étant données les conditions posées au début, sont toujours tendineuses; le gris représente les parties qui peuvent suivant les cas être musculaires ou tendineuses.

c' d'une longueur moindre que cc' , soit $bc - bc'$, devra avoir une longueur de substance contractile inférieure à pc , c'est-à-dire qu'elle devra posséder un tendon plus long que la différence de longueur entre bc et pc .

Il est facile de déterminer la longueur que doit avoir la portion musculaire dans chaque fibre s'insérant d'une part entre a et b , et, d'autre part en c : par exemple pour la fibre bc la longueur de substance contractile devra être égale à $(bc - bc') \times 4$. On arrive aisément à se rendre compte de ce que : 1° la partie contractile des fibres doit être d'autant plus courte que ces dernières s'éloignent davantage de pc ; 2° le tendon qui doit nécessairement exister pour toutes les fibres, sauf pour la fibre centrale présentera, s'il est du côté du point de convergence c , une limite avec la substance musculaire telle que $\alpha c \beta$, soit une cissoïde de Dioclès, et, s'il est du côté de la ligne d'insertion ab , une limite telle que $\gamma p \delta$ soit, comme l'a noté G. Weiss, un arc du cercle qui aurait pour centre, dans le cas particulier envisagé, le point o milieu de la droite pc (voy. fig. 61).

Si nous supposons que parmi les fibres les unes aient leur tendon du côté de ab les autres du côté de c , une construction géométrique très simple permettra d'établir le tracé de la limite de la substance contractile à ses deux extrémités (voy. fig. 62). Il serait également très aisé de construire la limite que doivent affecter la substance contractile et la substance tendineuse dans le cas où les conditions seraient telles que la fibre pc doive elle-même être munie d'un tendon.

Si les fibres s'insèrent du côté ab sur une surface le muscle affectera dans le cas théoriquement simplifié la forme d'un cône, et, la surface limitante de la substance tendineuse et de la substance contractile sera également

facile à déterminer. Si par exemple, le problème consiste à transporter c en c' , c'est-à-dire au quart de la distance qui sépare ab de c et si d'autre part le coefficient de raccourcissement de toutes les fibres est de 25 p. 100, le tendon étant localisé du côté de ab la surface limitante sera un segment de sphère ; le tendon étant localisé du côté du point c les surfaces limitantes seront des segments de surfaces courbes engendrées par une cissoïde de Dioclès tournant autour de la ligne perpendiculaire à son axe au point de rebroussement.

Entre un muscle de mouvement parallèle à fibres parallèles et un muscle de mouvement parallèle à fibres convergentes en un seul point, on peut concevoir tous les intermédiaires suivant les dimensions relatives des deux lignes (ou des deux surfaces) d'insertion ; pour chacune de ces formes intermédiaires il est toujours aisé de calculer la longueur que doivent avoir les fibres contractiles dans des conditions données et par conséquent la forme que doit affecter la limite du muscle et du tendon.

§ 6. — ÉTUDE THÉORIQUE DU MUSCLE DE MOUVEMENT ANGULAIRE

1° — LE MUSCLE DE MOUVEMENT ANGULAIRE DISPOSÉ SYMÉTRIQUEMENT PAR RAPPORT AUX RAYONS.

Supposons deux rayons tels que ab et bc s'articulant au point b .

a. — Cas d'une fibre unique.

Soit un muscle élémentaire tel que mn disposé symétriquement par rapport à b , c'est-à-dire s'insérant sur ab et sur bc à une égale distance de b (voy. fig. 63).

Pour une position donnée telle que mn , le muscle devra être tout entier constitué de substance contractile si la distance des points où il s'insère se trouve être égale à la longueur de muscle qui, étant donné son coefficient de raccourcissement, est indispensable à l'amplitude du mouvement à effectuer. Si la distance des points d'insertion se trouve, au contraire, trop considérable, le muscle devra être

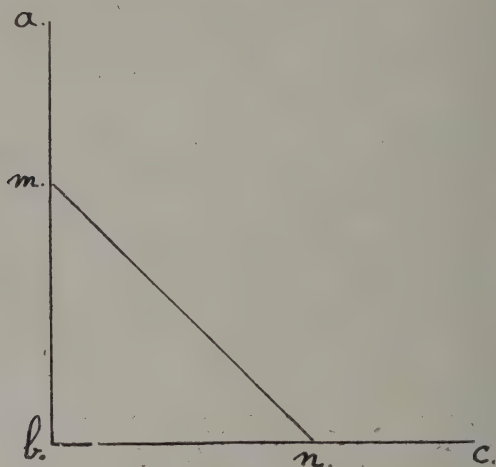


Fig. 63.

muni d'un tendon qui sera placé quelque part sur le trajet de mn .

β . — *Cas de plusieurs fibres parallèles.*

Supposons maintenant qu'au lieu d'une seule fibre nous ayons une série de fibres disposées parallèlement les unes à la suite des autres de m à o par exemple dans le plan même que déterminent les rayons.

Attribuons-leur par exemple un même coefficient de raccourcissement de $1/2$. Si la condition posée est d'amener c en c'' , c'est-à-dire d'effectuer un mouvement de fermeture

de l'angle abc correspondant à un raccourcissement de moitié de la fibre mm' , cette fibre sera évidemment entièrement constituée de substance contractile. Il est manifeste, qu'il en sera de même de nn' et de oo' , puisque leur longueur est proportionnelle à leur distance de b (voy. fig. 64).

Si au contraire les conditions sont telles qu'il faille que la fibre mm' ait un tendon, les autres fibres en auront éga-

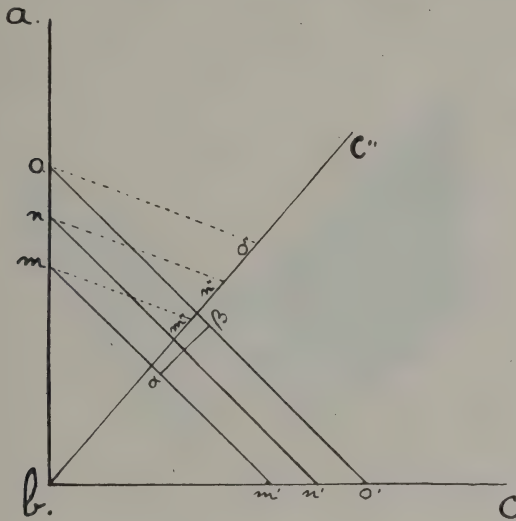


Fig. 64.

lement et la longueur de leur substance contractile sera d'autant plus considérable qu'elles occuperont une position plus éloignée de b . Quel que soit le cas particulier que l'on envisage il est aisé d'apercevoir : 1° que la limite du muscle et du tendon sera toujours, si les fibres s'insèrent toutes par une de leurs extrémités contractiles sur une des branches du compas, une ligne droite coïncidant avec un rayon de la circonférence ayant b pour centre ($\alpha \beta$ par exemple) 2° que, si les fibres contractiles étant disposées de telle façon qu'elles se continuent de part et d'autre par

un tendon, la limite musculo-tendineuse suit d'un côté le trajet d'un rayon, elle suivra de l'autre côté le trajet d'un autre rayon (voy. fig. 65).

La figure 66 montre enfin la disposition que peuvent affecter, lorsqu'elles sont disposées d'une façon quelconque, les fibres tendineuses par rapport aux fibres musculaires,

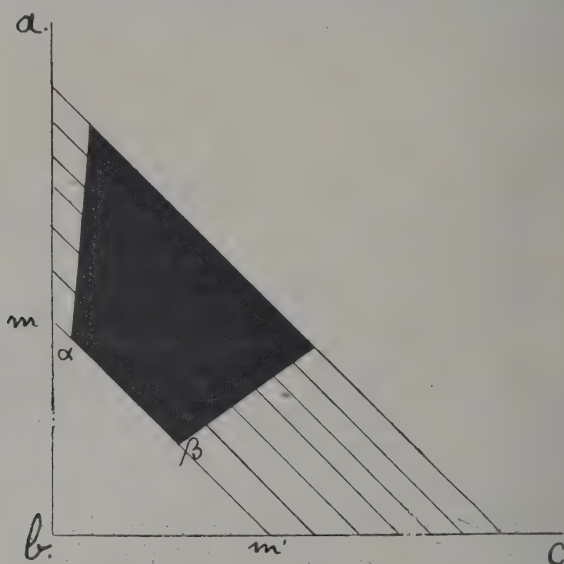


Fig. 65. — Destinée à montrer que si, dans un muscle de mouvement angulaire à fibres parallèles s'insérant symétriquement sur les rayons et disposés dans le plan de ces rayons, la limite musculo-tendineuse se fait d'un côté suivant un des rayons de la circonférence ayant le point de rotation (b) pour centre, elle se fera de l'autre côté suivant un autre rayon. La substance contractile est figurée par une teinte noire uniforme.

si la longueur de la substance contractile doit être égale à $\alpha \beta$ dans une fibre telle que mm' .

Si les rayons mobiles, au lieu d'être assimilables à de simples lignes, sont représentés par des surfaces, on peut supposer un muscle composé d'un plan de fibres parallèles entre elles, plan dont les traces sur les plans mobiles

également distantes de l'arête de l'angle dièdre seraient aussi parallèles à cette arête ; les fibres seront alors nécessairement toutes d'égale longueur. Si on leur attribue par hypothèse un même coefficient de raccourcissement et si les conditions posées sont telles que pour accomplir un mouvement d'une amplitude donnée l'une d'elles doive être

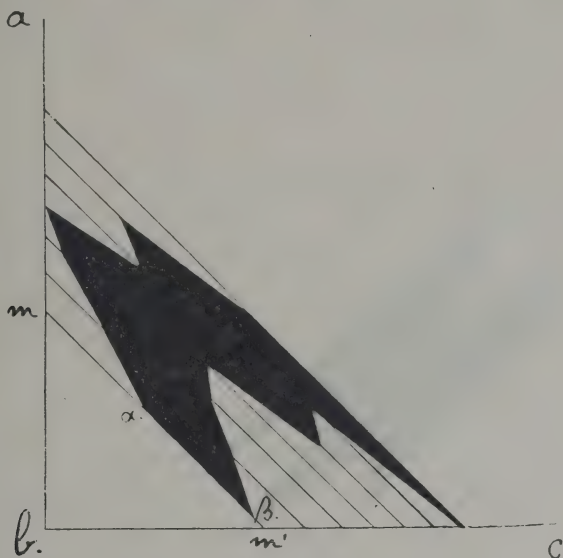


Fig. 66. — Destinée à montrer la disposition des limites musculo-tendineuses dans un muscle de mouvement angulaire à fibres parallèles s'insérant symétriquement sur les rayons, lorsque les fibres tendineuses occupent une position quelconque. La substance contractile est figurée par une teinte noire uniforme.

entièrement constituée de substance contractile, il en sera de même de toutes les autres. Si par contre les conditions sont telles que l'une d'elles doive posséder un tendon, les autres en posséderont également un et tous les tendons seront égaux.

Il en résulte que dans le cas où un tendon est nécessaire, si toutes les fibres s'insèrent d'un côté sur l'un des axes, la limite musculo-tendineuse sera toujours une ligne droite

parallèle à l'arête du dièdre. D'autre part, si les fibres étant munies de tendons à chacune de leurs extrémités s'alignent d'un côté suivant une ligne droite, elles s'aligneront de l'autre côté suivant une ligne droite aussi, et, les deux

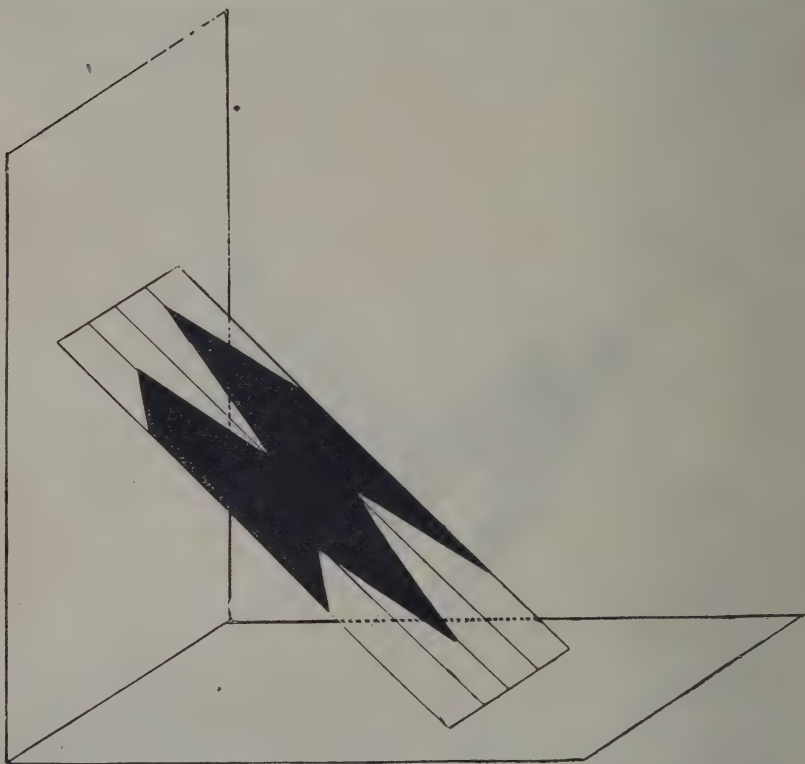


Fig. 67. — Destinée à montrer la disposition des limites musculo-tendineuses dans un muscle de mouvement angulaire à insertions symétriques et à fibres parallèles disposées dans un plan dont les traces sur les plans mobiles sont parallèles à l'arête du dièdre que forment ces derniers.

lignes droites seront parallèles à l'arête du dièdre. Enfin, si les fibres commencent d'un côté à des niveaux différents les accidents présentés de ce côté par la limite musculo-tendineuse se reproduiront de l'autre côté en sens inverse (voy. fig. 67).

On peut enfin envisager le cas d'un muscle de mouvement angulaire à insertions symétriques s'insérant non plus suivant une simple ligne, soit perpendiculaire, soit parallèle à l'arête de l'angle dièdre, mais suivant une surface. Pour un tel muscle (le coefficient de raccourcissement étant supposé être le même pour toutes les fibres), si l'une des fibres doit être entièrement musculaire, les autres le seront également ; si, pour l'une des fibres, il doit au contraire exister un tendon, toutes les autres en posséderont également un.

Ces tendons seront égaux pour toutes les fibres également distantes de la charnière, et, si l'on considère des fibres qui en sont inégalement distantes leurs tendons seront d'autant plus longs qu'elles en seront plus éloignées, le rapport restant constant pour chaque fibre entre la longueur de la partie contractile et celle de la partie tendineuse. Ceci revient à dire que si nous supposons que toutes les fibres débutent par l'une de leurs extrémités suivant une surface plane contenant l'arête du dièdre, la limite musculo-tendineuse du côté opposé correspondra également à une surface plane contenant aussi cette même arête.

Si nous supposons que le muscle ait une forme cylindrique, ce qui se produirait nécessairement dans tous les cas si aucune cause secondaire n'intervenait, les surfaces planes limitantes de la substance contractile et de la substance tendineuses seront des ellipses dont le grand axe sera perpendiculaire à la direction de la charnière et dont le petit axe lui sera parallèle ; dans le cas seulement où la surface plane limitante se trouverait être perpendiculaire à l'axe du cylindre elle serait un cercle. Il résulte de ceci que la surface d'insertion d'un muscle symétrique de mouvement angulaire ayant la forme d'un cylindre et composé

de fibres entièrement musculaires est une ellipse dont le grand axe est parallèle à la direction du rayon osseux.

Il est aisé d'après ces données, et si l'on suppose qu'à l'une de leurs extrémités les fibres contractiles débutent dans des plans différents, de calculer, en se basant sur la connaissance de l'une des surfaces limitantes musculo-tendineuse, la forme de celle qui lui est opposée.

Ayant défini muscle symétrique de mouvement angulaire celui dont le point d'insertion de chaque fibre est également distant de l'axe de rotation, nous pouvons maintenant lui reconnaître les caractères suivants qui découlent géométriquement de sa position symétrique.

Ses fibres sont parallèles, car si elles ne l'étaient point il cesserait d'être un muscle symétrique.

Ses surfaces d'insertions sont égales et semblables et cela est la conséquence nécessaire du parallélisme de ses fibres.

Si toutes ses fibres ont un même coefficient de raccourcissement elles doivent être d'autant plus longues qu'elles s'éloignent davantage de la charnière.

Enfin, si l'on suppose qu'un tel muscle s'insère sur des plans, il suffira que l'une de ses fibres soit entièrement constituée de substance contractile pour que toutes les autres le soient aussi; et, si l'une de ses fibres possède un tendon, toutes les autres en posséderont un également, la proportion de la partie contractile et de la partie tendineuse étant la même pour toutes les fibres.

La condition la plus avantageuse, la plus économique, pour un muscle de mouvement angulaire à insertions symétriques serait évidemment de s'attacher le plus loin possible de l'axe de rotation.

C'est pour la position ac en effet (voir fig. 68) que le bras de levier est le plus long, c'est donc pour cette position que le muscle aura le moins de force à déployer pour effectuer un travail donné, c'est-à-dire le transport de c en c' et de a en a' , par exemple. C'est par conséquent pour cette position qu'il faudra la moindre quantité de substance musculaire.

Mais, dans un organisme, si simple soit-il, les exigences multiples de toute adaptation générale permettent bien rarement qu'un organe se trouve placé à l'endroit même et dans les conditions où il pourrait le mieux et le plus économiquement exercer sa fonction.

Il doit nécessairement s'établir entre les différentes parties d'un orga-

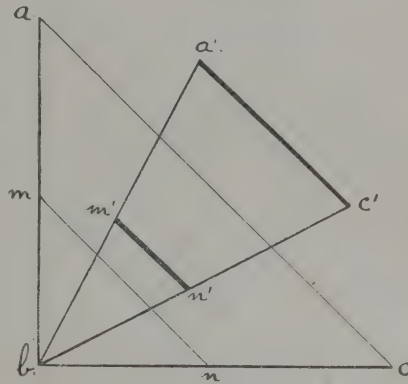


Fig. 68.

nisme ce que, par une métaphore sans doute impertinente, l'on pourrait appeler de bonnes relations de voisinage. Ce n'est que par exception qu'un organe peut prendre la place et la forme qu'il prendrait s'il existait isolément.

Plus que tous les autres organes, les muscles sont soumis à des exigences de cette sorte. Leur présence en la place la plus avantageuse pour l'accomplissement de leurs fonctions constituerait le plus souvent une gêne considérable pour le fonctionnement des organes voisins et risquerait par conséquent de créer pour l'organisme dans son ensemble les conditions défavorables aux nécessités de la vie qui peu à peu amènent l'extinction des lignées.

Généralement le muscle éloigne ses insertions de *a* et de *c* pour se rapprocher de *b*.

En passant en *mn* par exemple, l'unité musculaire perdra nécessairement de sa puissance; et, c'est en augmentant la quantité de sa substance contractile que le muscle suppléera à cet inconvénient.

*γ. — Étude de quelques exemples de muscles
de mouvement angulaire à insertions symétriques.*

Il est intéressant de rechercher s'il existe dans la nature des muscles de mouvement angulaire de type nettement symétrique.

Les muscles adducteurs des valves des Mollusques acéphales peuvent au moins dans un très grand nombre de cas être considérés comme étant tels.

Les mouvements des valves des Mollusques acéphales sont très peu compliqués; ils se réduisent à la fermeture ou rapprochement et à l'ouverture ou écartement. Ce dernier mouvement est passivement produit par le jeu du ligament élastique situé dans la région de la charnière, c'est-à-dire dans la région dorsale de l'animal, alors que le premier est actif et est produit par le jeu de deux muscles égaux ou inégaux ou d'un muscle unique.

Les muscles de mouvement angulaire à insertions symétriques se rencontrent chez les Acéphales à deux muscles (Dimyaires) égaux (isomyaires) ou inégaux (anisomyaires) vivant en céphalothétisme, tels que, parmi les premiers, les *Cardium* et les *Tapes*, et, parmi les seconds, les *Mytilus* et les *Dreyssensia*. Les muscles adducteurs des Mollusques acéphales monomyaires ne sont généralement pas rigou-

reusement de ce type; plus loin nous essaierons d'en déterminer les raisons¹.

On observe chez les Acéphales diisomyaires ou dianiso-

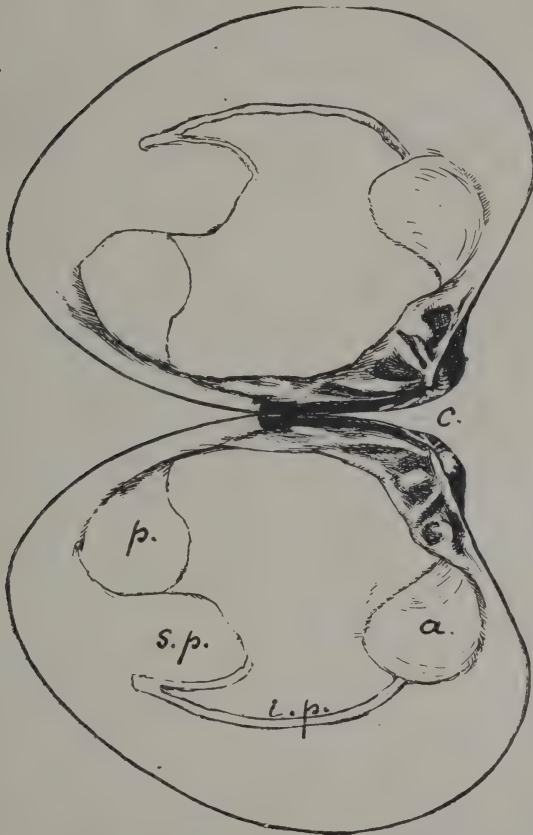


Fig. 69. — Vue intérieure des deux valves d'un Mollusque acéphale dimyaire isomyaire vivant en céphalothétisme. Pour montrer l'égalité des distances qui séparent sur l'une et l'autre valve les insertions des muscles [antérieur d'une part (*a.*), et, postérieur de l'autre (*p.*)] de la charnière (*c.*). — *i. p.*, Impression palléale, — *s. p.*, Sinus palléal correspondant à l'insertion des siphons.

myaires, d'une part que sur l'une ou l'autre valve les impressions musculaires sont également distantes du

1. Voir pages 281 et suivantes.

milieu de la charnière fonctionnelle, d'autre part qu'elles sont respectivement égales sur l'une et l'autre valves.

Il est évident que dans ces conditions les fibres doivent être parallèles, et, c'est ce que l'on constate en effet.

Les muscles adducteurs présentent donc bien chez ces Mollusques les caractères essentiels énoncés plus haut des muscles de mouvement angulaire à insertions symétriques.

Ils offrent cependant une particularité sur laquelle il convient d'insister.

Nous avons attribué au cours de nos discussions théoriques un même coefficient de raccourcissement à toutes les fibres que nous avons envisagées ; il en résultait nécessairement que, quel que soit leur lieu d'insertion, elles devaient présenter une longueur proportionnelle à leur distance de la charnière, les plus éloignées devant être les plus longues, les plus rapprochées devant être les plus courtes, et, toutes celles également distantes devant avoir la même longueur.

Si nous avons supposé que ces fibres eussent présenté des coefficients de raccourcissement différents, variant par exemple entre 10 p. 100 et 50 p. 100, pour que le système pût rester en équilibre, il eut fallu alors que la longueur des fibres également distantes de la charnière fût en raison inverse de leur coefficient de raccourcissement.

Une telle condition n'eût pu être réalisée que si, parmi ces fibres, celles qui eussent dû être les plus courtes se fussent insérées sur des tendons ou sur des éminences, et celles qui eussent dû être les plus longues se fussent insérées au fond de dépressions. Plus simplement il eût suffi que les surfaces d'insertion eussent épousé en quelque sorte la forme imposée par la longueur convenant respectivement à chaque fibre étant donné son coefficient de raccourcissement.

Chez les Mollusques acéphales envisagés dans leur ensemble les fibres musculaires des adducteurs étant, comme on l'a vu¹, de structure différente (portion nacrée et portion vitreuse) doivent avoir aussi différentes propriétés. Elles diffèrent précisément par leur coefficient de raccourcissement, les fibres lisses de la portion nacrée ayant un coefficient de raccourcissement sensiblement plus considérable que celui des fibres diversement striées de la portion vitreuse.

Il est d'ailleurs facile de s'en rendre compte : si l'on



Fig. 70. — Muscle adducteur de *Pecten maximus* Lmck, en contraction normale à gauche, en rétraction (le muscle étant détaché des valves) à droite. La partie striée du muscle est indiquée en gris, sa partie lisse en blanc. (*Bulletin de la Société philomathique.*)

détache et que l'on excite le muscle adducteur d'un *Pecten*, acéphale monomyaire chez lequel les différences de nature et de propriétés des deux faisceaux musculaires sont à leur maximum, on voit que la portion nacrée se rétracte beaucoup plus que la portion vitreuse (fig. 70).

Il résulte de cet état de choses que, nécessairement, les fibres nacrées doivent être plus courtes que les fibres vitreuses et c'est ce qui se vérifie en effet dans l'ensemble.

Cette accommodation des fibres à la longueur qu'elles doivent avoir est réalisée de la façon qui suit. Les valves des Mollusques acéphales affectent, du fait de la présence

1. Voir pages 220 et suivantes.

de l'animal qu'elles contiennent, une forme concave sur leur face intérieure qui permet aux fibres d'occuper respectivement la place qui convient à leur longueur. C'est donc la différence de coefficient de raccourcissement qui explique que dans les muscles adducteurs des Mollusques acéphales les fibres les plus courtes ne se trouvent pas être le plus près de la charnière et que les plus longues ne se trouvent pas en être les plus éloignées.

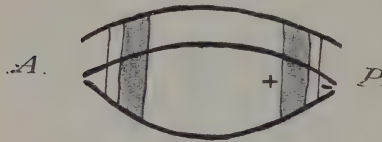


Fig. 71. — Coupe d'Acéphale dimyaire isomyaire. passant à travers le muscle adducteur antérieur (A.) et le muscle adducteur postérieur (P.). Position entr'ouverte et position fermée. Les fibres de structure losangée (grisé) sont plus longues que les fibres de structure lisse (blanc). Schématique. (*Bulletin de la Société philomathique.*)

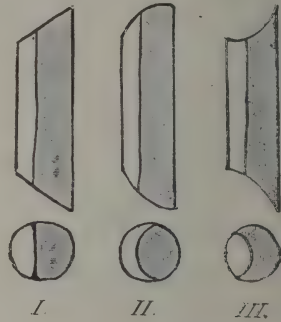


Fig. 72. — Différentes formes de cylindres musculaires chez les Mollusques acéphales avec leurs sections transversales correspondantes, suivant la forme plane (en I), concave (en II), convexe (en III) de la surface d'insertion. La partie striée ou losangée du muscle est en grisé, la partie lisse en blanc. Schématique. (*Bulletin de la Société philomathique.*)

On peut donc, comme je l'ai dit plus haut¹, en connaissant la forme et la direction des surfaces limitantes, la position de la charnière, le coefficient de raccourcissement des fibres macrées et des fibres vitreuses déterminer la longueur que chacune doit avoir et préciser son point exact d'insertion. Et, on arrive à déterminer ainsi sur la section la forme et la position de la ligne de séparation des deux sortes de fibres : si les surfaces d'insertion sont des plans, la ligne de sépa-

1. Voir pages 226 et 227.

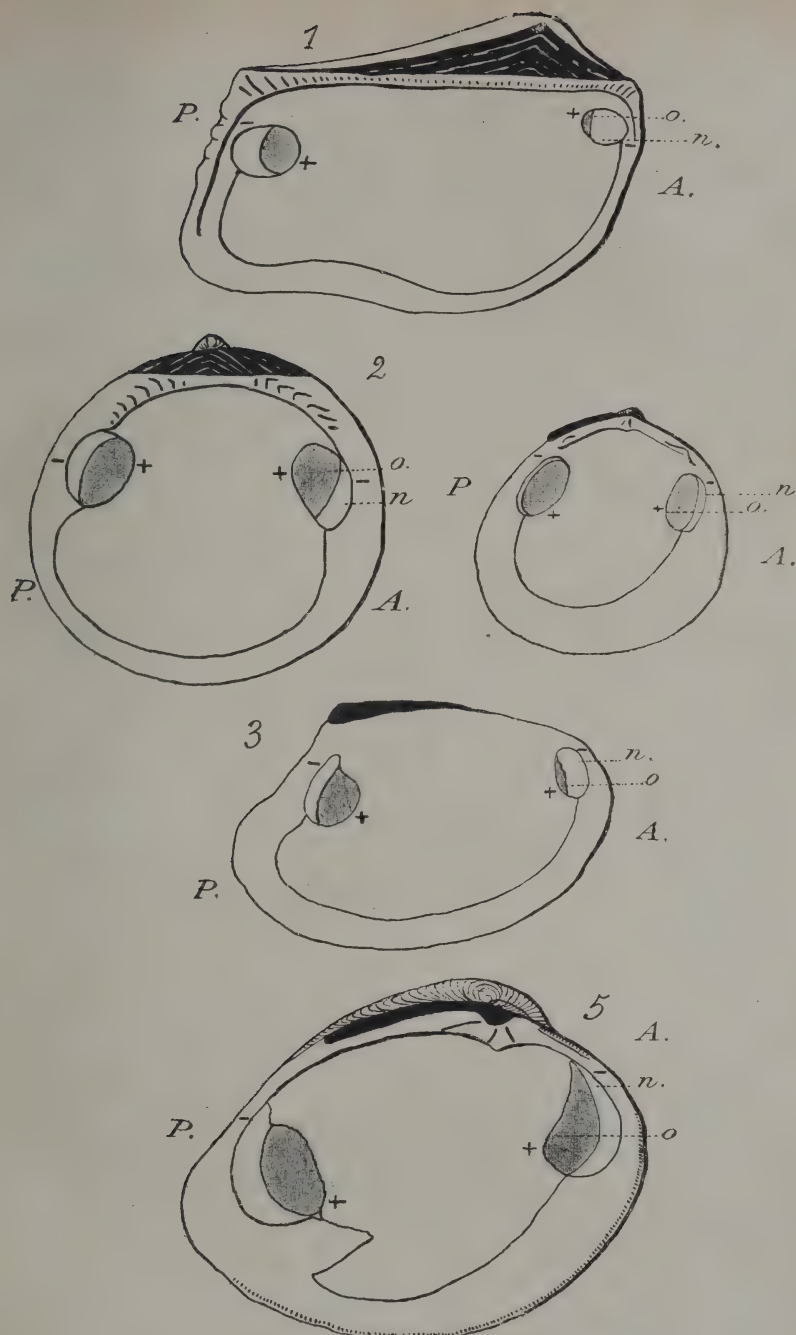


Fig. 73. — L'insertion des muscles adducteurs chez divers Mollusques acéphales dimyaires isomyaires (valve gauche). — 1, *Arca tetragona* Lmck. — 2, *Pectunculus glycymeris* L. — 3, *Anodonta cygnea* L. — 4, *Cardium norvegicum* Speng. — 5, *Venus mercenaria* L. A. — Région antérieure. — P., Région postérieure. — o., Portion opaque (fibres losangées). — n., Position nacrée (fibres lisses). + Régions à fibres plus longues. — Régions à fibres plus courtes. G. N. (Bulletin de la Société philomathique.)

ration est une droite (*Mytilus edulis* L.) ; si ce sont des surfaces courbes opposées par leurs concavités, ce sont des courbes à concavité centrale (la plupart des Acéphales dimyaires, *Venus mercenaria* L. et *Cardium norwegicum* Speng. par exemple). Si c'étaient des surfaces

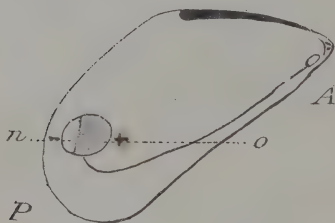


Fig. 74. — L'insertion du muscle adducteur postérieur chez la Moule (*Mytilus edulis* L.). Mollusque acéphale dimyaire anisomyaire. — (Valve gauche). — A., Région antérieure. — P., Région postérieure. — O., Portion opaque. — M., Portion nacrée. + Région à fibres plus longues. — Région à fibres plus courtes. — G. N. (*Bulletin de la Société philomathique*.)

courbes opposées par leur convexité, ce serait une courbe à concavité périphérique¹.

Les exceptions que M. Marceau² a cru trouver à cette règle, qu'après vérification il reconnaît d'ailleurs vraie d'une façon générale, n'en sont pas à la vérité. La loi en question étant strictement d'ordre géométrique ne peut souffrir aucune espèce d'exception, si du

moins l'on ne s'écarte pas des conditions préalablement posées.

Dans tous les cas où elle paraît ne point se vérifier, il convient par conséquent de rechercher si les muscles s'insèrent bien symétriquement par rapport à la charnière et si, les valves étant semblables, leurs insertions sont bien égales aussi, si leurs fibres sont bien parallèles et non convergentes, si ce sont bien en un mot des muscles

1. Voir à ce sujet : R. Anthony : Note sur la forme et la structure des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Bull. Soc. Philomathique*, 1904. (Communication faite le 26 déc. 1903.)

2. Marceau : Recherches sur la Morphologie, l'Histologie et la Physiologie des muscles adducteurs des Mollusques acéphales. *Arch. de zool. expér. et gén.*, 5^e série, 1909.

symétriques de mouvement angulaire. On sait par exemple que ces diverses conditions, symétrie des insertions, parallélisme des fibres, ne sont point réalisées chez le *Pecten maximus* L. qui est justement l'un de ceux qui font exception à la règle.

Si même cet ensemble de conditions se trouvaient réunies, il faudrait étudier de très près les fibres qui occupent la zone litigieuse, voir par exemple si leur structure est bien exactement celle qui doit correspondre à leur aspect macroscopique, ou si par hasard elles ne posséderaient pas quelque tendon disposé peut-être comme ceux que l'on observe dans les muscles masséters de l'Homme et des autres Mammifères vraisemblablement¹.

Ces fibres de la zone litigieuse ont peut-être aussi un coefficient de raccourcissement différent de celui que semble impliquer leur aspect macroscopique. Il est difficile de préciser les différences structurales qui répondent à cette diversité de propriétés, mais l'étude histologique nous apprend que dans un même muscle d'Acéphale les fibres les plus semblables quant à leur aspect macroscopique sont souvent loin de se ressembler exactement sous le microscope.

On sait que chez les Brachiopodes articulés, contraire-

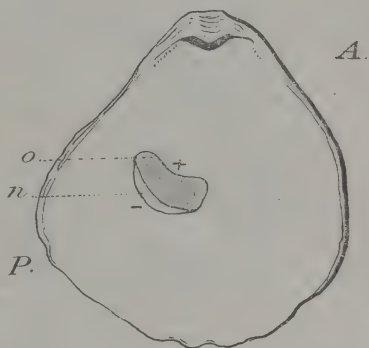


Fig. 73. — L'insertion du muscle adducteur postérieur chez l'Huitre (*Ostrea edulis* Linck). Même légende qu'à la figure 74. — G. N. (*Bulletin de la Société philomathique.*)

1. Voir page 237.

ment à ce qui se passe chez les Mollusques acéphales, l'ouverture aussi bien que la fermeture des valves est le résultat d'une action musculaire. L'ouverture ne consiste d'ailleurs qu'en un faible entre-bâillement.

Les muscles adducteurs, c'est-à-dire ceux qui provoquent la fermeture des valves, sont au nombre de quatre, deux droits et deux gauches, disposés symétriquement par rap-

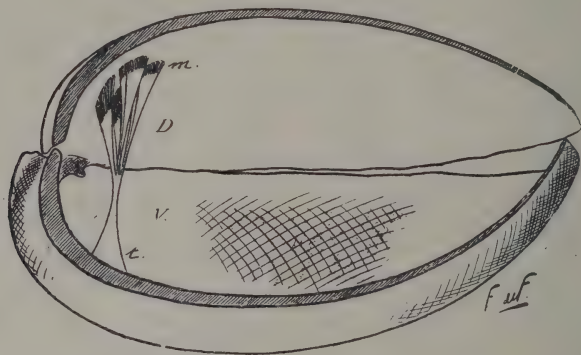


Fig. 76. — *Terebratula vitrea* Born., sectionnée latéralement par rapport au plan sagittal. Pour montrer la disposition des muscles adducteurs des valves. — D., Valve dorsale. — V., Valve ventrale. — m., Partie musculaire. — t., Partie tendineuse. (Spécimen de Banyuls-sur-Mer). Double de G. N.

port à la ligne sagittale d'avant en arrière. Les deux muscles inférieurs droit et gauche sont constitués de fibres striées très courtes et d'autant plus longues qu'elles s'éloignent davantage de l'axe de rotation s'insérant sur la valve dorsale au voisinage du plan sagittal et se continuant d'autre part par des fibres tendineuses. Les deux muscles supérieurs sont constitués de fibres lisses plus courtes encore que celles des muscles précédents et d'autant plus longues aussi qu'elles s'éloignent davantage de l'axe de rotation. Elles s'insèrent également sur la valve dorsale, et, de même que les précédentes, se continuent d'autre part par des fibres tendineuses.

Le tendon correspondant à chaque muscle adducteur supérieur et adducteur inférieur d'abord large et aplati de droite à gauche comme le muscle auquel il correspond s'étrécit (peut-être en raison de la présence des crura et des organes viscéraux) au niveau du plan intervalvaire (coronal) de la coquille. Là ces tendons se confondent et le tendon commun s'élargit à nouveau au moment de s'insérer sur la valve ventrale. Chez la *Dallina septigera* Loven, les deux tendons communs droit et gauche s'attachent séparément sur la valve ventrale.

Chez la *Terebratula californica* Kuster et la *Terebratula vitrea* Born. que j'ai spécialement étudiées ils se réunissent au contraire pour former une lame tendineuse unique et médiane aplatie de droite à gauche qui va s'insérer à la valve ventrale dans l'intervalle qui sépare les deux muscles abducteurs principaux.

Dans le tendon commun résultant de la fusion soit simplement de ceux des muscles adducteurs supérieur et inférieur d'un même côté, soit de la fusion des tendons des quatre muscles ensemble, il est difficile de départir exactement les fibres qui dépendent respectivement de chacun de ces tendons. Des fines dissections pratiquées chez la *Terebratula vitrea* Born, paraissent indiquer pourtant que les fibres les plus supérieures du tendon commun appartiennent pour la plupart au muscle supérieur et les plus inférieures au muscle inférieur.

Comme la limite antérieure des insertions des fibres musculaires à la valve dorsale et celle de l'insertion commune des fibres tendineuses à la valve ventrale sont chez les Brachiopodes que j'ai examinés à égale distance de la charnière, leurs muscles adducteurs peuvent être dits des muscles symétriques de mouvement angulaire. En dépit

de l'étrécissement que subit le tendon dans sa portion moyenne, on peut admettre aussi qu'ils sont pratiquement des muscles à fibres parallèles. Commandant des mouvements très peu étendus ils doivent être, et sont en fait, extrêmement courts. D'autre part, la distance entre leurs deux insertions étant considérable (25 millimètres environ, lorsque la coquille est fermée, chez une *Terebratula californica* Kuster que j'ai examinée), il doit y avoir nécessairement un tendon.

Les muscles adducteurs des Brachiopodes articulés présentent d'ailleurs le caractère fondamental des muscles symétriques de mouvement angulaire : toutes les fibres sont, dans chaque espèce de muscle, striée ou lisse, d'autant plus longues qu'elles s'éloignent davantage de l'axe de rotation, celles des muscles lisses étant les plus courtes, ce qui peut s'expliquer par le fait que leur coefficient de raccourcissement serait là comme partout plus élevé que celui des fibres striées.

Les observations et les expériences qu'il m'a été donné de faire sur un certain nombre de Brachiopodes vivants m'ont amené à penser que les adducteurs striés provoquent par leur contraction la fermeture rapide des valves et que les adducteurs lisses la maintiennent.

On peut, chez les Vertébrés aussi, trouver des muscles se rapprochant plus ou moins du type des muscles de mouvement angulaire à insertions symétriques. Mais, ces muscles sont rares, et, lorsqu'ils existent, ils ne réalisent pour ainsi dire jamais, comme les adducteurs des Mollusques acéphales, le type dans son intégralité ; cela paraît résulter surtout de la grande amplitude des mouvements de flexion des articulations des Vertébrés.

Les muscles des membres de l'Homme dont les mouvements sont particulièrement amples et les articles, en position d'extension maxima, dans le prolongement les uns des autres s'éloignent sensiblement toujours du type symé-



Fig. 77. — Muscle grand rond gauche de *Bradypus tridactylus* L. (Coll. Anat., comparée du Muséum d'Histoire naturelle, n° 1879-229). G. N.

trique. Il en est de même des muscles des membres des Éléphants¹ dont les mouvements ne sont pas à la vérité

1. H.-F. Osborn (The Angulation of the limbs of Proboscidea, Dinocerata and other Quadrupeds in adaptation to weight. *American naturalist*. févr. 1900) considère la rectitude des membres chez les Proboscidiens et les Dinoceratidés comme le résultat d'une adaptation à l'accroissement du poids du corps.

d'une amplitude très grande, mais dont les articles se suivent aussi, en position d'extension maxima, presque en droite ligne les uns les autres. Cependant, chez la plupart des Mammifères marcheurs où les mouvements articulaires sont limités par rapport aux mouvements articulaires humains, en même temps que leurs rayons osseux forment dans la position d'extension maxima des angles voisins de la valeur d'un angle droit, on trouve des muscles de mouvement angulaire se rapprochant du type symétrique. Tels sont par exemple les muscles reliant l'épaule au bras, le bassin à la cuisse ou à la jambe chez les Ongulés. Ces muscles et quelques autres réalisent le type symétrique d'une façon presque parfaite. Chez les Édentés du groupe des Paresseux (*Bradypus*, *Hemibradypus* et *Cholæpus*), le grand rond en particulier est typique à cet égard (voir fig. 77). En raison de cette disposition généralisée à un grand nombre de leurs muscles, les Paresseux ont, associées à beaucoup de force, une grande lenteur et une très faible amplitude de mouvements.

2° — LE MUSCLE DE MOUVEMENT ANGULAIRE
DISPOSÉ ASYMÉTRIQUEMENT PAR RAPPORT AUX RAYONS

α. — Cas d'une fibre unique.

Supposons une articulation abc dont le rayon bc soit seul mobile et un muscle élémentaire tel que pp' , c'est-à-dire inséré d'une façon telle que le bp' soit plus petit que bp . Le muscle devra être tout entier constitué de substance contractile, si la distance des points où il s'insère se trouve être égale à la longueur de muscle qui, étant donné son coefficient de raccourcissement, est néces-

saire et indispensable à l'amplitude du mouvement à effectuer.

Si la distance des points d'insertion est au contraire trop considérable, le muscle devra être muni d'un tendon

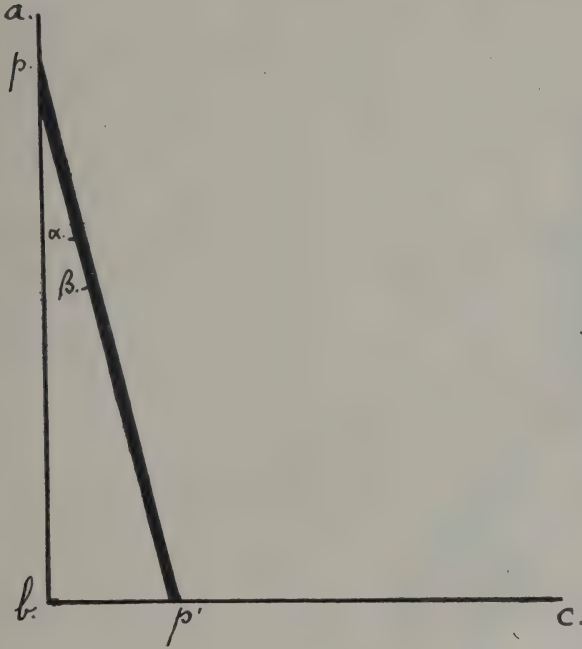


Fig. 78.

qui sera placé quelque part sur pp' , entre α et β par exemple (voir fig. 78).

Si au lieu d'une fibre unique, il existe une série de fibres, dans le cas de rayons linéaires, elles ne pourraient être supposées que placées les unes à la suite des autres dans le plan même des deux rayons. Deux cas sont alors à considérer, celui où les fibres sont parallèles, celui où elles sont convergentes.

β. — *Cas de plusieurs fibres parallèles.*

Considérons une suite de fibres parallèles à pp' ayant toutes un même coefficient de raccourcissement et pour

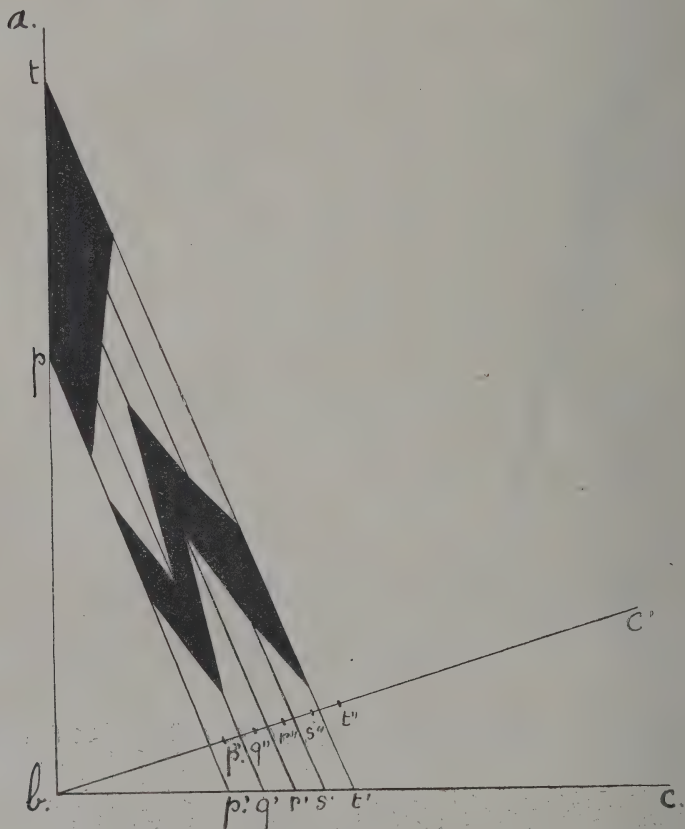


Fig. 79.

fonction de transporter c en c' . Lorsque c sera en c' , p' se trouvera en p'' , q' en q'' , etc... (voir fig. 79).

Si les conditions sont telles que pp' doive être entièrement musculaire, toutes les autres fibres devront l'être

également. Si par contre les conditions sont telles que pp' ait un tendon, toutes les autres fibres en auront également un.

Il est aisé de se rendre compte de ce que, dans chaque fibre, la longueur de la substance contractile devra être d'autant plus considérable que la fibre en question sera plus éloignée de b .

La limite de la substance contractile et de la substance tendineuse sera disposée absolument comme dans le cas d'un muscle de mouvement angulaire à insertions symétriques et à fibres parallèles (voy. fig. 79).

Si les branches du compas sont des plans et que le muscle présente des insertions en surface, il se comporte également comme le muscle de mouvement angulaire à insertions symétriques et il n'y a pas lieu d'insister.

γ. — *Cas de plusieurs fibres convergentes.*

Soit un muscle composé d'un certain nombre de fibres s'insérant d'une part à une certaine distance les unes des autres sur ab (de a à b) et convergeant d'autre part au point x sur bc .

L'une de ces fibres m se trouve s'insérer symétriquement sur les axes squelettiques puisque

$$mb = bx.$$

La condition posée est de transporter c en c'' . Dans ces circonstances x prendra la position x'' .

Attribuons par hypothèse à toutes ces fibres un coefficient de raccourcissement de $\frac{1}{2}$. La position c'' a été choisie de telle façon que, lorsque c est amené en c'' , la fibre mx s'est exactement raccourcie d'une longueur égale à

$$\frac{mx}{2}.$$

Dans ces conditions la fibre mx devra être toute entière constituée de substance contractile.

Quant aux autres fibres, elles devront toutes être munies de tendons, et, il est aisé de se rendre compte de ce que de m à a la longueur de la portion contractile doit augmenter, alors qu'elle doit diminuer au contraire de m à h .

Suivant les conditions posées au début, la limite de la partie contractile et de la partie tendineuse du muscle devra être une courbe telle que $\alpha m\beta$ si le muscle est situé du côté de x et une courbe telle que $\gamma x\delta$ si le muscle est situé du côté de ab (voir fig. 80).

Changeons les conditions du problème et, attribuant aux fibres toujours le même coeffi-

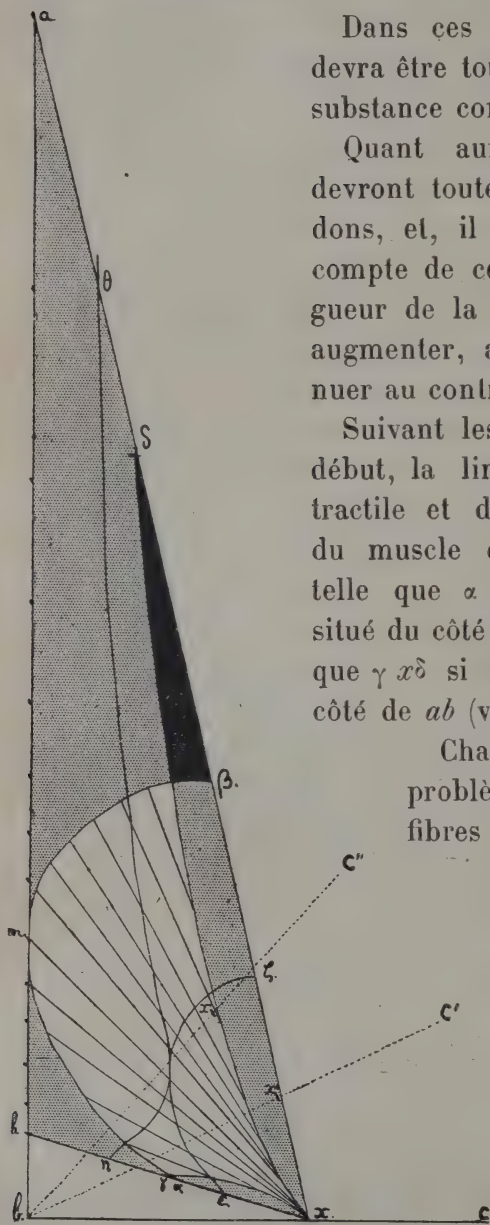


Fig. 80. — Dans cette construction la teinte blanche indique l'emplacement des fibres toujours et nécessairement musculaires, la teinte noire ($\beta\delta$ et $\gamma\alpha$) l'emplacement des fibres toujours tendineuses, le grisé l'emplacement des fibres qui peuvent être soit contractiles soit tendineuses. Ceci dit pour le cas où, le coefficient de raccourcissement étant de $\frac{1}{2}$, il faille

amener c en c'' , et, si les fibres contractiles sont supposées ne pouvoir débiter que du côté de a ou du côté de x .

cient de raccourcissement de $\frac{1}{2}$, supposons qu'il faille amener c en c' , x prendra la position x' . Dans ces circonstances la limite du muscle et du tendon devra être une courbe telle que $\varepsilon \zeta$ si les fibres contractiles sont situées du côté de x et une courbe telle que τ, θ si la substance contractile est localisée du côté de ab (voir fig. 80).

On conçoit ce que devra être la limite du muscle et du tendon lorsque ces derniers occupent dans chaque fibre une position quelconque.

Si maintenant nous supposons qu'au lieu de s'insérer en série linéaire, du côté opposé à celui de leur convergence, les fibres s'insèrent sur une surface, il n'est pas plus malaisé que dans les cas précédents de calculer la forme que devra affecter la limite musculo-tendineuse.

On peut supposer enfin qu'au lieu de converger en un point x les fibres convergent en une surface de petite dimension et dans cette hypothèse encore il est très facile de calculer pour chaque cas particulier la forme de la limite musculo-tendineuse.

Il convient maintenant d'examiner d'une part les conditions qui peuvent amener un muscle à s'insérer asymétriquement par rapport à l'axe de rotation des rayons sur lesquels il agit et celles d'autre part qui déterminent la disposition de ses fibres les unes par rapport aux autres (parallélisme ou convergence). Bien que ces deux problèmes soient inséparables en fait, il peut paraître commode de les étudier l'un après l'autre.

*δ. — Les conditions qui peuvent amener
un muscle de mouvement angulaire à s'insérer
asymétriquement par rapport aux rayons.*

Parmi les conditions susceptibles d'amener un muscle de mouvement angulaire à s'insérer asymétriquement, on peut au moins citer les deux suivantes : tout d'abord, l'augmentation d'amplitude du mouvement, ensuite le degré de mobilité ou de fixité de l'un des deux rayons par rapport à l'autre.

1° La plupart des Vertébrés devant présenter et présentant d'une façon générale, de par le fait des multiples conditions de leur existence, des mouvements de grande amplitude ne peuvent s'accommoder de muscles fléchisseurs insérés symétriquement par rapport aux rayons osseux et, qui deviendraient ainsi des obstacles insurmontables aux mouvements d'extension même limités.

On conçoit que les nécessités du fonctionnement exigent que le muscle de mouvement angulaire présente au lieu de *mm'* une position telle que *pp'* par exemple (voir fig. 81).

2° On a d'autre part des raisons de croire que lorsque l'un des rayons articulaires tend à s'immobiliser par rapport à l'autre, le muscle tend en même temps à s'insérer asymétriquement de telle sorte que son insertion mobile soit généralement celle qui se trouve la plus rapprochée de l'articulation.

Sans doute peut-il paraître artificiel de distinguer dans une articulation un rayon mobile et un rayon immobile, ou simplement de concevoir que l'un des rayons soit plus mobile que l'autre. Il me semble cependant que l'on peut

appeler rayon immobile celui pour lequel l'angle que fait la direction du muscle ne varie pas au cours du mouvement, et, rayon mobile celui pour lequel cet angle varie constamment. Ainsi par exemple (voir fig. 82), étant donnés l'humérus et le radius, *et à ne considérer que le court*

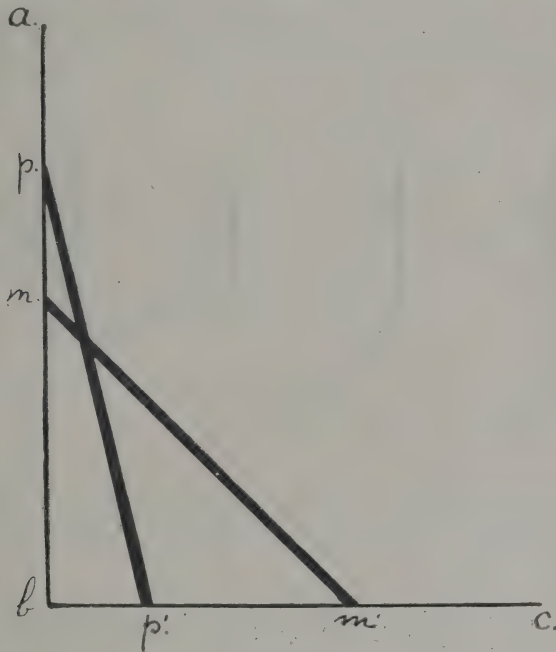


Fig. 81.

chef du biceps, dans le mouvement de flexion du coude, le rayon immobile serait l'humérus et le rayon mobile le radius.

Soient les deux rayons ab et bc s'articulant en b et dont bc est seul mobile (voir fig. 81).

On conçoit qu'un muscle de flexion angulaire tende à se placer suivant une position telle que pp' pour laquelle la traction qu'il exercera se rapprochera davantage et sensi-

blement de la normale, plutôt que suivant la position symétrique *mm'*.

Réciproquement, si, dans une articulation dont les deux rayons sont également mobiles, un muscle vient pour des raisons quelconques à s'insérer sur l'un des rayons plus près de la charnière que sur l'autre, ce rayon tendra à devenir seul mobile, l'autre tendant à s'immobiliser relativement.

Cependant, si le parallélisme des muscles par rapport aux

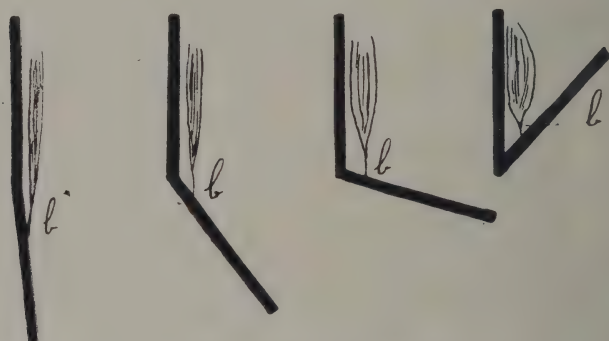


Fig. 82. — Destinée à montrer les positions successives que prend le biceps par rapport à l'avant-bras chez l'homme au cours de la flexion de ce dernier sur le bras. — *b.*, Biceps. Schématique.

rayons osseux est la condition qui donne aux organismes la souplesse de leurs mouvements, il est dans l'ensemble peu favorable à la puissance de ces derniers par le fait du raccourcissement du bras de levier qui en résulte, et c'est pourquoi nous voyons généralement les muscles des Vertébrés, et surtout de ceux chez qui, comme l'Homme, la très grande amplitude des mouvements nécessite une disposition très asymétrique des points d'insertion, présenter des ventres si considérables.

De plus, si on considère le biceps de l'Homme par exemple (voir fig. 82), on voit qu'au début du mouvement

de flexion l'avant-bras étant en extension complète sur le bras, ce muscle n'agit sur l'avant-bras que d'une façon tout à fait oblique, l'angle qu'il fait avec lui étant excessivement obtus. Il le devient de moins en moins à mesure que la flexion augmente, et, c'est seulement lorsque l'avant-bras est à angle droit avec le bras que le muscle tire à peu près normalement. A mesure que le mouvement continue, l'angle devient de plus en plus aigu et les conditions de plus en plus défavorables à nouveau. Il ressort de ces considérations qu'en ce qui concerne la puissance un muscle ne s'insérant pas symétriquement par rapport à la charnière sur les rayons osseux est à plusieurs points de vue dans des conditions défavorables que peuvent seules atténuer des dispositions adaptatives complémentaires.

3. — *Les conditions qui peuvent déterminer la convergence des fibres dans les muscles de mouvement angulaire.*

De même que la tendance à la mobilité prédominante d'un rayon détermine, semble-t-il, l'insertion asymétrique d'un muscle, de même ce facteur paraît intervenir pour détruire le parallélisme de ses fibres¹.

Dans le cas de la figure 83 par exemple, par le fait que chacune des fibres tend à s'insérer d'une façon aussi perpendiculaire que possible sur *bc*, elles tendent toutes à converger en *p*. Dans les muscles à insertions asymétriques le parallélisme des fibres ne saurait être que rarement réalisé.

On remarque en effet que d'une façon générale, lorsque, dans un muscle, de deux insertions l'une est habituelle-

1. Il intervient également dans la localisation du tendon (voir page 293). Consulter à ce sujet : R. Anthony : Un facteur primordial de la localisation des tendons dans les muscles de mouvement angulaire. *C. R. Soc. Biologie*, 1902.

ment fixe l'autre habituellement mobile, non seulement la première est généralement la plus éloignée de l'axe de rotation, mais elle est aussi habituellement la plus large.

Le mode d'action de la cause qui vient d'être envisagé peut s'expliquer en raison de ce que d'une part il existe nécessairement un lieu optimum où doivent s'appliquer les forces destinées à mouvoir un rayon résistant et que d'autre

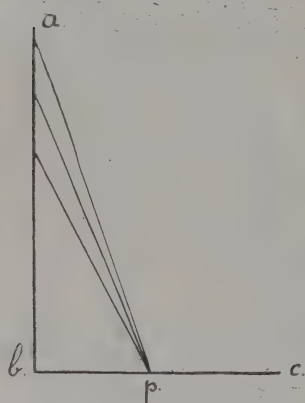


Fig. 83.

part ce lieu optimum ne saurait être par définition même que de surface très restreinte.

L'action des muscles tendant à fermer un angle dont un seul rayon est mobile peut en somme dans une certaine mesure être comparée à celle de bûcherons voulant abattre un arbre. La terre représente le rayon fixe, l'arbre le rayon mobile et les bûcherons sont comparables aux

fibres musculaires exerçant leur action. Après avoir dégagé l'arbre de ses attaches avec le sol, les bûcherons fixent à son extrémité supérieure une corde suffisamment longue (afin de pouvoir exercer une traction se rapprochant le plus possible de la normale), mais pas trop longue cependant pour ne pas avoir à vaincre son inertie, et, exercent sur cette corde une traction vigoureuse. Le point d'attache de la corde devra être choisi aussi élevé que possible afin d'augmenter la longueur du bras de levier tout en tenant compte des nécessités de la résistance de l'arbre à ses différentes hauteurs, Il y a donc un lieu optimum qu'il faut déterminer en tenant compte des différentes conditions.

Outre la mobilité prédominante de l'un des rayons squelet-

tiques, d'autres causes peuvent encore, semble-t-il, être susceptibles de déterminer la convergence des fibres à l'une des extrémités d'un muscle asymétrique de mouvement angulaire.

L'une des plus importantes de ces causes est sans aucun doute la forme préexistante des régions où le muscle se trouve placé. C'est ainsi par exemple que l'on conçoit que, chez les Vertébrés en général, les membres s'effilant de leur racine

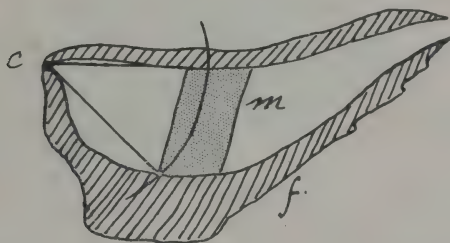


Fig. 84. — *Gryphea angulata* Lmck, Huitre portugaise, Mollusque acéphale monomyaire fixé en pleurothétisme ; coupe passant par le muscle adducteur et par la charnière. — *m*, Muscle adducteur postérieur en gris. — *c*, Charnière. — *f*., Valve fixée. Pour montrer que, sur la valve mobile, l'insertion du muscle adducteur est plus rapprochée de la charnière que sur la valve fixée. Schématique. $\frac{2}{3}$ de G. N.

à leur extrémité pour des raisons d'adaptation d'ensemble, il n'est pas possible que les muscles de ces membres n'aient pas du côté distal leur insertion la plus étroite.

Il convient de remarquer d'ailleurs que presque toujours cette cause agit dans le même sens que la précédente : chez les Vertébrés par exemple, le rayon distal d'une articulation est d'ordinaire le plus mobile et un certain nombre d'exemples empruntés à l'histoire de l'anatomie des Invertébrés qui vont être cités tout à l'heure, montrent également la convergence de ces deux ordres de causes vers un même résultat.

Signalons enfin un troisième facteur qui peut intervenir.

et qui intervient dans une large mesure chez les Vertébrés, notamment pour déterminer l'étrécissement de l'une ou l'autre des extrémités d'un muscle. C'est la compression réciproque dont nous examinerons plus loin les effets avec détails¹.

Parfois ce facteur s'exerce dans le sens des deux autres, et, on peut facilement s'en rendre compte. Soit l'articu-

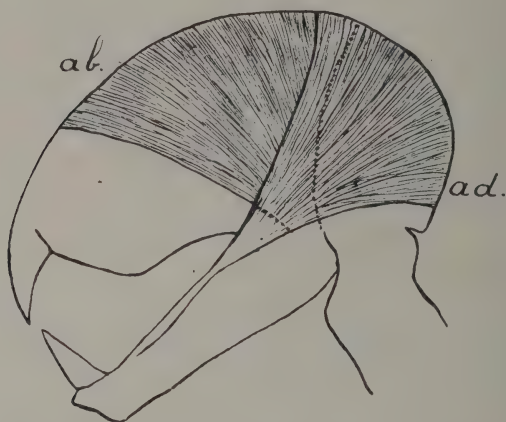


Fig. 83. — Aviculaire de *Bugula turbinata* Ald. — *ad.*, Muscle adducteur.
ab., Muscle abducteur. Demi-schématique.

lation du coude par exemple ; en raison des causes précédentes, les muscles de l'avant-bras s'insèrent largement en dehors et en dedans sur l'extrémité inférieure de l'humérus ; descendant ensuite sur l'avant-bras, ils ne laissent entre les deux masses pronatrice et supinatrice qu'un petit espace libre pour l'insertion distale du biceps et du brachial antérieur. Parfois aussi ce facteur intervient en sens contraire des deux précédents, et c'est ce qui fait que chez les Vertébrés les muscles de mouvement angulaire à insertion asy-

1. Voir pages 292 et suivantes.

métrique et à fibres convergentes ne semblent souvent, à première vue, obéir à aucune règle en ce qui concerne le sens de la convergence de leurs éléments.

ζ. — *Etude de quelques exemples de muscles de mouvement angulaire à insertions asymétriques.*

On suit chez les Mollusques acéphales le passage morphologique du muscle à insertions symétriques au muscle à insertions asymétriques. Le premier est, comme nous l'avons vu¹, réalisé chez les Dimyaires, isomyaires et anisomyaires, et, cela, pour la raison que, vivant les uns et les autres, pour la plupart, en céphalothétisme (c'est-à-dire la région buccale dirigée en bas), aucune cause n'intervient pour faire que l'une de leurs valves soit plus mobile que l'autre.

Le muscle à insertions asymétriques se rencontre chez les Monomyaires qui reposent par une de leurs valves sur le substratum (pleurothétisme) comme le *Pecten*, ou vivent fixés dans les mêmes conditions comme les Ostréidés (voir fig. 84).

Un grand nombre de colonies de Bryozoaires chilostomides sont caractérisées par la présence de singuliers appareils auxquels on donne le nom d'aviculaires.

Les aviculaires sont des individus transformés en organes de protection. On peut morphologiquement les comparer à une tête d'oiseau montée sur un cou mobile et munie de sa mâchoire inférieure, cette dernière s'ouvrant et se re-

1. Quelques rares Dimyaires isomyaires vivent en pleurothétisme (*Pandora*) et même en fixation pleurothétique (*Chama*, *Chamostrea*, *Aetheria*). Il y aurait lieu de rechercher si, chez eux, les muscles adducteurs s'insèrent symétriquement ou non par rapport à la charnière.

fermant sans cesse. Dans la transformation des individus normaux en aviculaires, c'est la zoécie proprement dite qui a donné ce que l'on peut appeler, par une comparaison grossière mais commode, le crâne de l'aviculaire, et c'est l'opercule qui en a donné la mandibule. Les muscles rétracteurs et aperteurs operculaires sont devenus : les premiers, les abducteurs de la mâchoires (extenseurs), les seconds ses adducteurs (fléchisseurs).

Notons entre parenthèses qu'il serait instructif de rechercher, en suivant les différents stades de transformation de l'individu normal en aviculaire, la façon dont un muscle de mouvement parallèle (rétracteur) devient un muscle de mouvement angulaire du type asymétrique (abducteur).

Les muscles abducteurs et adducteurs, au nombre de quatre en tout, fonctionnent librement, sans même être en contact, à l'intérieur de l'aviculaire. Tous, ils s'attachent par une insertion large et musculaire sur ce que nous appelons le crâne et par une insertion très limitée, tendineuse à ce que nous appelons la mandibule, ainsi que le montre la figure 85 représentant un aviculaire de *Bugula turbinata* Ald.

Il est incontestable que dans un aviculaire on peut considérer le crâne comme constituant le rayon relativement fixe et la mandibule le rayon relativement mobile, mais il est incontestable aussi que la large surface du crâne de l'aviculaire implique en quelque sorte une insertion musculaire étendue qui n'aurait pu trouver place à se développer à la racine réduite de la mandibule.

Dans cet exemple les deux causes semblent donc entrer en jeu et converger vers le même résultat.

Les muscles abducteurs des valves des Brachiopodes articulés sont, au contraire de leurs muscles adducteurs qui

ont des insertions symétriques (voir pages 267-269), des muscles de mouvement angulaire à insertions asymétriques.

Ils sont au nombre de quatre, deux principaux et deux accessoires. Les premiers, les seuls dont nous nous occupe-

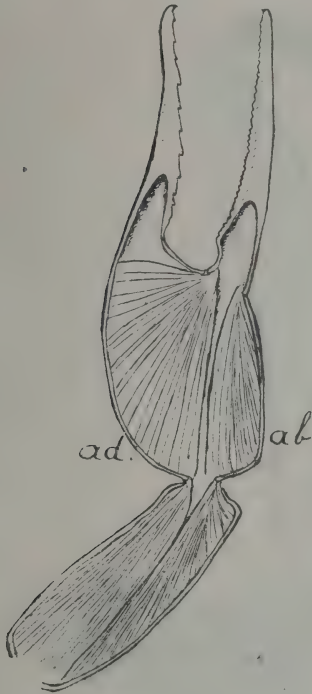


Fig. 86. — Articles terminaux d'un palpe maxillaire de Scorpion. — *ad.*, Muscle adducteur. — *ab.*, Muscle abducteur. $\times 2$.

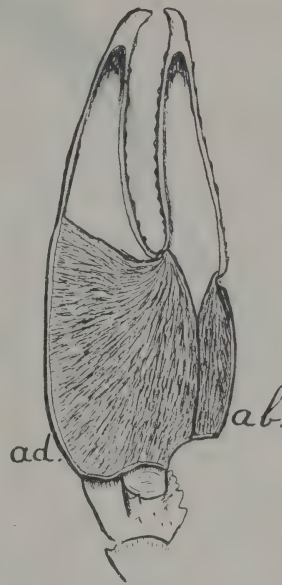


Fig. 87. — Articles terminaux de la première patte ambulatoire de l'*Asiacus fluviatilis* Rond. — *ad.*, Muscle adducteur. — *ab.*, Muscle abducteur. $\times 1 \frac{1}{2}$.

rons, s'insèrent sur la valve ventrale de part et d'autre de la ligne sagittale et un peu en avant du tendon commun des adducteurs, chez la *Terebratula californica* Kuster et la *Terebratula vitrea*, Born., par exemple, par des insertions larges et musculaires.

Leurs fibres contractiles de structure lisse sont très courtes et se continuent par de longs tendons qui convergent tous vers l'apophyse cardinale de la valve dorsale. C'est par leur contraction qu'ils font basculer cette der-

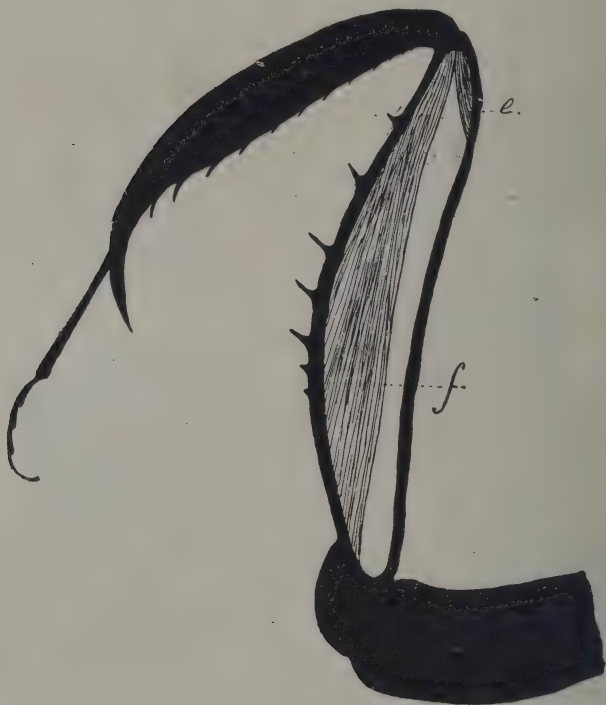


Fig. 88. — Articles terminaux d'une patte ravisseuse de Mante. — *f.*, Muscle fléchisseur. — *e.*, Muscle extenseur.

nière et entr'ouvrent ainsi la coquille. On pourrait répéter au sujet de ces muscles ce qui a été dit à propos de ceux des aviculaires, à savoir d'une part que le rayon sur lequel se fait leur insertion réduite semble bien devoir être considéré comme le plus mobile, et, d'autre part que la forme même de ce rayon, au point où ils s'attachent

impose en quelque sorte la réduction de leur insertion.

Ajoutons par parenthèse que la limite du muscle et du tendon est quelque peu difficile à apprécier ; cependant on se rend assez bien compte de ce qu'elle est disposée conformément aux règles énoncées plus haut.

L'étude de l'anatomie des Arthropodes peut également fournir une série d'exemples intéressants.

Chez ces animaux, les muscles des appendices locomoteurs fonctionnent généralement deux par deux dans des loges constituées par les segments de ces appendices où ils sont libres de tout voisinage.

Dans une patte ambulatoire d'Ecrevisse, les deux muscles que contient chaque loge (fléchisseur et extenseur), s'insèrent largement du côté proximal sur la paroi interne de la loge ; et, du côté distal, leurs fibres se jettent sur une pièce chitineuse articulée en un point très restreint avec le bord du segment suivant ; on peut appeler cette pièce chitineuse un tendon car il semble bien qu'elle doive être considérée comme constituée de fibres conjonctives secondairement chitinisées et soudées les unes aux autres.

Les muscles des pièces masticatrices des Crustacés décapodes sont construits sur le même type.

Dans les palpes maxillaires des Scorpions qui ressemblent de si près aux premières pattes ambulatoires des Crustacés décapodes on retrouve la même disposition aussi. On la constate également dans les pattes ambulatoires des Insectes.

Chez les Mammifères, les muscles de l'avant-bras et ceux de la jambe par exemple constituent dans l'ensemble des

muscles à insertions asymétriques et à fibres convergentes. Ils semblent être à ce double point vue sous la dépendance de la mobilité relative et de la forme même des rayons, puisqu'ils s'insèrent largement à leurs extrémités proximales, et, par un tendon restreint, à leurs extrémités distales.

Parfois, comme par exemple dans le cas du biceps brachial et dans celui du brachial antérieur, le facteur compression semble aussi intervenir.

Si l'on essaye de préciser pour un muscle particulier la part qui dans sa morphologie revient à chaque facteur, on se trouve en présence de très grandes difficultés. Pour beaucoup de Mammifères, les Primates, par exemple, dont les membres ont des adaptations multiples et variées, il est particulièrement malaisé de parler de rayons exclusivement mobiles et de rayons absolument fixes. En effet, le plus souvent, dans l'accomplissement du mouvement, les deux insertions du muscle qui l'exécute sont l'une et l'autre plus ou moins mobiles tour à tour.

C'est le cas de la plupart des muscles des membres, et, il est difficile de trouver dans l'organisme humain des muscles dont une extrémité reste constamment fixe pendant leur contraction ; dans les muscles allant du bassin au fémur par exemple, l'insertion fixe est tantôt l'une, tantôt l'autre pendant la marche, en raison des mouvements du rachis. De plus, un muscle qui dans tel mouvement aura son extrémité proximale fixe l'aura mobile dans tel autre. C'est le cas des muscles du bras et de l'avant-bras chez l'Homme et les Singes ; leur extrémité fixe est la proximale dans les mouvements de préhension ; dans le mouvement nécessaire à l'action de grimper aux arbres et de pro-

gresser de branche en branche, c'est au contraire l'extrémité distale qui s'immobilise.

Les études de L. Manouvrier¹ sur le rôle physiologique de certains muscles montrent bien l'immense complexité du problème, lorsqu'on veut seulement l'étudier dans l'organisme humain.

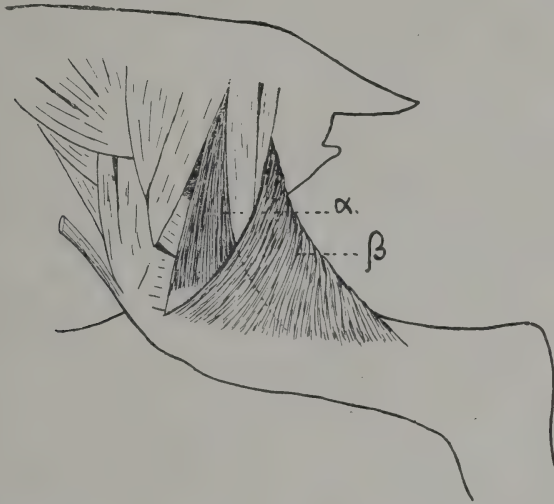


Fig. 89. — Région externe de la cuisse gauche de l'*Hemibradypus torquatus* Illig. (individu jeune). — α et β Muscles s'insérant beaucoup plus largement du côté distal chez cet animal adapté à la suspension arboricole que chez les Mammifères quadrupèdes marcheurs. Par rapport à ces derniers les Paresseux ont les mouvements des membres, si l'on peut dire, renversés.

L'importance de la mobilité relative de l'un ou l'autre rayon au point de vue que nous avons envisagé paraît toutefois ressortir d'une façon particulièrement nette de l'étude du système locomoteur des *Bradypodidae*. Le *Bradypus* ainsi que l'*Hemibradypus* et le *Choloepus* sont des Edentés étroitement spécialisés dans le sens de la suspension arbo-

1. L. Manouvrier: La palpation méthodique comme procédé d'étude des actions musculaires. *C. R. Soc. Biologie*, 1904.

Id. : Les fonctions du muscle du fascia lata. *C. R. Soc. Biologie*, 1904.

ricole. Ils se tiennent fixés aux branches par leurs quatre membres munis de griffes puissantes, le dos tourné vers le sol, et, progressent dans cette position.

Leur spécialisation est telle qu'ils ne descendent pour ainsi dire pas de l'arbre sur lequel ils vivent, et, lorsqu'ils se trouvent à terre, ils sont d'une maladresse remarquable.

Il résulte de ce genre de vie que beaucoup de leurs mouvements sont en quelque sorte renversés en ce sens que, à l'encontre des autres Vertébrés adaptés à la marche, ils prennent à peu près toujours, et non pas seulement souvent comme les Singes, leur point d'appui aux extrémités de leurs membres. Beaucoup de leurs muscles sont renversés aussi, c'est-à-dire qu'au lieu d'avoir, comme ceux des quadrupèdes et même ceux de l'Homme et des Singes, leur extrémité proximale large et musculaire, alors que leur extrémité distale est tendineuse et étroite, ils présentent une tendance marquée à avoir distalement une insertion large et proximale une insertion étroite.

En résumé, il semble que, chez les Vertébrés, ce soient toutes les causes qui viennent d'être énumérées que l'on puisse considérer comme intervenant pour donner aux muscles des membres une disposition asymétrique et des fibres convergentes ; mais l'intrication de toutes ces causes est telle qu'il est parfois difficile de définir exactement la part qui revient à chacune.

§ 7. — LE DÉTERMINISME DE LA LOCALISATION DES TENDONS

Comme nous l'avons vu, chaque fois que dans un muscle la distance des points d'insertion est supérieure à la longueur que doivent avoir les fibres musculaires, étant donnée

l'amplitude du mouvement à accomplir, il existe un tendon.

La question qui se pose maintenant est de savoir quelles sont les causes qui déterminent la place qu'occuperont respectivement dans un même muscle les parties contractiles et les parties tendineuses.

Nous avons vu plus haut¹ que les muscles à fibres convergentes tendent à avoir leur extrémité la plus étroite du côté de l'axe le plus mobile et en même temps sur le rayon qui, pour d'autres raisons, se trouve être le plus effilé, le plus

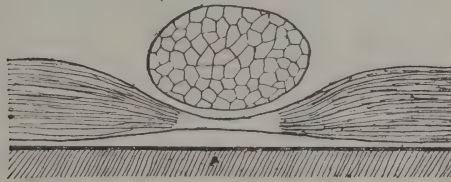


Fig. 90. — Schéma destiné à faire comprendre le mécanisme de la tendinification des muscles par compression.

étroit, ces deux facteurs agissant généralement dans le même sens. L'extrémité la plus étroite tend à impliquer *a priori* la présence du tendon, d'abord parce que la fibre tendineuse est de diamètre environ quarante fois moins considérable que la fibre musculaire, ensuite parce que, cette extrémité étant en même temps la plus mobile, les fibres y tendent au cours du mouvement à se rapprocher davantage les unes des autres qu'à l'extrémité opposée. Quoi qu'il en soit, la principale cause déterminante de la localisation des tendons paraît être la compression ; elle agit tantôt dans le sens des deux causes précédentes, comme dans le cas de l'extrémité inférieure du biceps par exemple comprimée entre les deux masses musculaires pronatrice et

1. Voir pages 281 et suivantes.

supinatrice de l'avant-bras, tantôt en sens contraire. Roux en 1883, puis Papillault et moi-même¹ avons signalé la compression comme pouvant provoquer l'apparition de

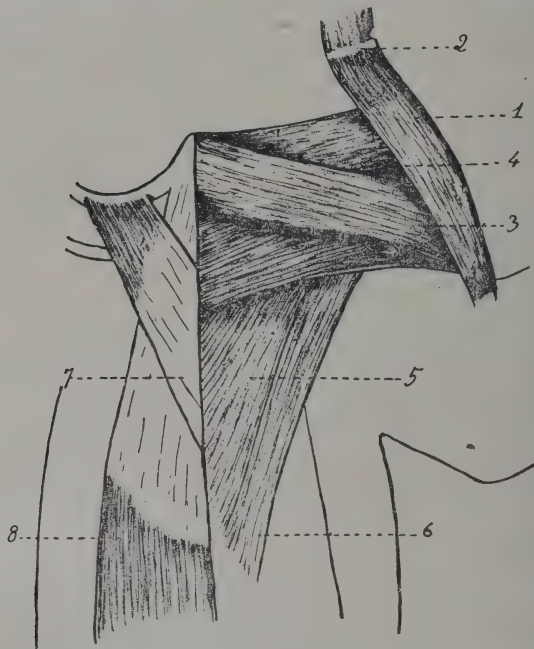


Fig. 91. — Muscles de la région thoracique antérieure chez l'*Hyæna crocuta* Erxleb. — 1, Mastoïdo-huméral. — 2, Intersection claviculaire. — 3, Faisceau diagonal du pectoral superficiel. — 4, Pectoral superficiel. — 5, Pectoral profond (faisceau moyen ou sterno-trochinien). — 6, Faisceau postérieur ou abdominal du pectoral profond. — 7, Transverse des côtes tendinifié au voisinage du sternum par l'action du sterno-trochinien. — 8, Grand droit de l'abdomen tendinifié sur le thorax par l'action du sterno-trochinien. (Revue de l'Ecole d'Anthropologie).

tendons en un point quelconque du trajet des corps musculaires. Cette compression peut s'exercer de différentes

1. Voir R. Anthony : Du rôle de la compression et de son principal mode dans la genèse des tendons des Mammifères et des Oiseaux. *C. R. Soc. Biologie*, 1902.

Id. : Adaptation des muscles des Mammifères et des Oiseaux à la compression; différents degrés et nouveaux exemples. *C. R. Soc. Biologie*, 1902.

Id. : Du rôle de la compression dans la genèse des tendons. *C. R. Académie des Sciences*, 19 oct. 1903.

manières : tantôt c'est par la réflexion du muscle sur une saillie squelettique, tantôt c'est par l'action d'un corps quelconque, généralement un autre muscle, comprimant le muscle en question contre un plan résistant (voir fig. 90).

Lorsqu'un muscle se réfléchit sur une saillie osseuse il se recouvre sur toute sa partie réfléchie d'une couche tendineuse correspondant à la transformation conjonctive des fibres musculaires en contact avec la saillie. L'épaisseur de cette couche tendineuse varie suivant l'intensité de la pression ; quand cette dernière est très accusée, le muscle peut, au niveau où il se réfléchit, être complètement tendinifié, et, dans certains cas extrêmes, il peut même prendre sur la saillie où il se réfléchit une insertion secondaire, la partie située au delà disparaissant ou n'étant plus représentée que par un simple ligament. Le muscle pectoral profond de l'Homme (petit pectoral de l'anatomie humaine) est un curieux exemple de ce processus. Chez tous les Mammifères peut-on dire, y compris les Singes, dans la plupart des cas, il s'insère à l'extrémité supérieure de l'humérus. Chez l'Homme il se réfléchit sur l'apophyse coracoïde extraordinairement développée et y prend une insertion secondaire, n'atteignant plus la tête de l'humérus¹. Le



Fig. 92. — Pectoral profond de *Cebus*. — 3, Faisceau moyen ou sterno-trochien raccourci au voisinage du sternum par la compression du pectoral superficiel (disposition tendant à la disposition humaine). — 4, Faisceau antérieur (sous-clavier). — 5, Faisceau postérieur ou abdominal (R. ANTHONY : Du sternum, etc... Paris, O. Doin).

1. Voir au sujet des muscles pectoraux : R. Anthony : Du Sternum et des connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. *Th. Doct. en Médecine*, Paris. O. Doin 1898, de la page 194 à 228.

long chef du biceps présente de même une portion tendineuse du côté de son insertion supérieure; sa présence paraît pouvoir être attribuée à la réflexion du muscle sur la tête de l'humérus.

Dans les cas où il y a à proprement parler compression, le corps compresseur est, comme je l'ai dit, généralement un autre muscle¹. Quant au plan résistant, il peut être représenté, soit par une surface osseuse soit par un autre muscle encore.

Pour qu'un muscle en tendinifie un autre par compression il faut qu'il le croise; deux muscles se recouvrant parallèlement tendent simplement à se fusionner et à se confondre, en raison de ce fait qu'ils se contractent en même temps et coopèrent au même mouvement. Quand deux muscles se croisent au contraire, leurs contractions sont discordantes et le recouvrant exerce son action sur le recouvert qui se trouve alors en état de repos. Pour qu'un muscle qui en croise un autre le tendinifie, il faut qu'au moment de sa contraction il exerce une compression effective. Un grand nombre d'exceptions apparentes proviennent de ce que, bien que les muscles se croisent, la compression n'existe pas en réalité : le grand dorsal de l'Homme et des Singes par exemple s'écarte du corps en se contractant, aussi les muscles sous-jacents ne présentent-ils aucune modification tendineuse.

1. Disséquant récemment un *Hyperoodon rostratus* Müll. femelle (Echouage du 1^{er} mars 1921, à Morsalines, Manche), j'ai constaté que la glande mammaire très développée et remontant très en avant le long de l'abdomen, sous-jacente à un pannicule charnu très puissant, tendinifiait, sur toute la région où elle le comprimait, le muscle superficiel de la paroi abdominale. La compression paraît ici en rapport avec la forme générale cétacéenne. Voir également pages 302 et 303, le cas particulier du muscle digastrique où l'agent compresseur peut être le larynx ou la glande sous-maxillaire. Lorsqu'il y a compression aboutissant à une tendinification, le corps immédiatement compresseur peut souvent par conséquent ne pas être un muscle.

Le résultat morphologique de la compression peut présenter trois degrés :

Dans un premier degré, le plus léger, le muscle s'aplatit, se lamine et prend sur sa partie en contact avec le muscle compresseur un aspect nacré. Cette disposition se constate sur la portion supérieure du long chef du biceps brachial des Singes par exemple comprimé par le deltoïde contre l'humérus.

Dans les cas du deuxième degré, la substance musculaire est comme complètement expulsée et la portion de l'organe comprimé est totalement transformée en tendon. Ceci s'observe par exemple dans le cas du muscle grand rond comprimé à son extrémité distale par le biceps, bien que dans ce cas on puisse invoquer également, semble-t-il, l'effet de la réflexion sur le corps de l'humérus.

Si la compression devient plus considérable encore, le tendon s'amincit de plus en plus, et, si le plan résistant est représenté par un plan osseux, finit même par disparaître, le muscle transportant son insertion au point où la compression n'existe plus.

L'histoire de l'évolution adaptative des muscles de la région antérieure du thorax nous fournit des exemples remarquables de ces deux derniers degrés du processus de tendinification des muscles ¹ par compression.

Chez les Carnassiers du type des Canidés ou des Hyénidés par exemple dont les membres antérieurs sont presque exclusivement adaptés à la marche, le thorax possède une section transversale allongée dans le sens dorso-ventral (Indice thoracique = 76 chez les Carnassiers d'après H. Weisgerber ²).

1. Voir R. Anthony : Quelques modifications adaptatives secondaires du thorax chez l'Homme. *Revue de l'Ecole d'Anthropologie*, 1910.

2. Voir H. Weisgerber : De l'indice thoracique. *Th. Doct. en Médecine*. Paris, 1879. Chiffre obtenu en faisant la moyenne des indices de 16 Carnassiers divers.

En raison de cette disposition, il existe entre la ligne médiane du sternum et l'épaule un large espace comblé par les muscles de la région antérieure du thorax qui sont les suivants en partant de la superficie :

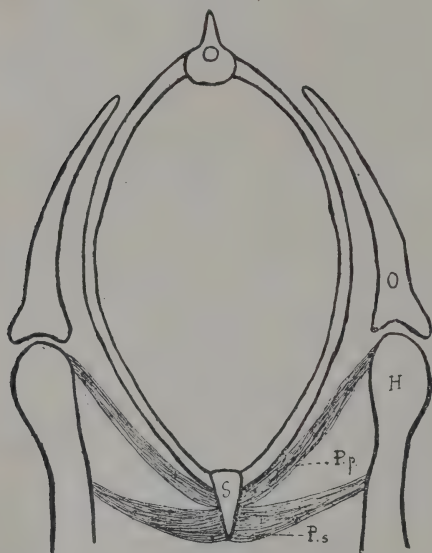


Fig. 93. — Coupe schématique transversale du thorax d'un Ongulé. — O., Omoplate. — H., Humerus. — S., Sternum. — P. s., Pectoral superficiel. — P. p., Pectoral profond. (Revue de l'Ecole d'Anthropologie).

1° Le pectoral superficiel qui va de la ligne médio-thoracique à la région proximale de l'humérus ;

2° Le pectoral profond qui va de la ligne médiane du sternum à la tête humérale. Il est toujours chez les Mammifères quadripèdes extrêmement fort et puissant, plus important par son volume que le pectoral superficiel. C'est le sterno-trochinien de l'anatomie vétérinaire

3° Le transverse des côtes qui partant de la première côte où il s'insère par des fibres musculaires se dirige obliquement par un tendon jusqu'à la ligne médiane du sternum ;

4° Le grand droit qui venant du pubis est musculaire dans toute sa région abdominale et tendineux sur le thorax. Il s'insère en avant à la première côte.

On peut déjà remarquer que chez les animaux que nous avons envisagés (et chez les Ongulés il en est de même, voir fig. 93) l'espace thoraco-scapulaire est nécessairement

plus étroit au voisinage du sternum que dans la région distale où il se continue par le creux de l'aisselle. En se contractant le sterno-trochinien détermine en cette région voisine du sternum une compression à laquelle peut être attribuée la structure tendineuse de la partie mésiale du transverse des côtes et de la partie antérieure du grand droit. La région musculaire de ce dernier s'arrête exactement

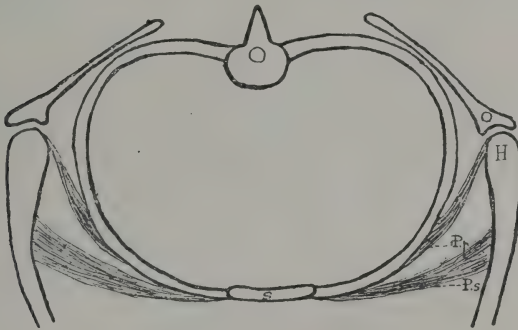


Fig. 94. — Coupe schématique transversale du thorax chez l'Homme. Même légende qu'à la figure 93. Dans un but de schématisation, le pectoral profond a été représenté s'insérant distalement à l'humérus, alors qu'en réalité il s'insère à l'apophyse coracoïde de l'omoplate. (Revue de l'Ecole d'Anthropologie).

au niveau du bord postérieur du pectoral profond, c'est-à-dire au point où la compression commence.

Chez les Singes, du groupe des *Cercopithecidae* en général, dont la section thoracique tend à se rapprocher davantage de la forme circulaire (indice thoracique de 86 en moyenne d'après Weisgerber ¹), la disposition est sensiblement la même, bien que le pectoral superficiel dont l'augmentation de volume se trouve toujours en rapport avec le degré de liberté de la main ait acquis une importance plus considérable relativement au pectoral profond.

1. Voir H. Weisgerber : De l'indice thoracique *Th. Doct. en Médecine*, Paris 1879.

Chez les *Cebidae* où l'indice thoracique atteint 98, ce qui revient à dire que le thorax a une section presque parfaitement circulaire, la compression des muscles superficiels au bord mésial du thorax est plus considérable et plus étendue. Déjà on voit chez le *Cebus* la partie mésiale du sterno-trochinien transformée en languettes tendineuses au voisinage du sternum par suite de la compression que lui fait subir le pectoral superficiel devenu beaucoup plus puissant.

Chez l'Homme enfin, où le thorax est considérablement élargi dans le sens transversal (Indice thoracique de 140), la compression exercée par les muscles superficiels atteint son maximum de force et d'étendue. Le pectoral profond est dans sa région mésiale et sur une grande partie de son trajet transformé en languettes tendineuses qui, au lieu d'atteindre le sternum, s'en arrêtent à une certaine distance sur les arcs costaux. Le transverse des côtes a complètement disparu et le grand droit finit exactement au niveau du bord postérieur du pectoral superficiel qui se trouve être le plus important des muscles de la région thoracique antérieure.

De nombreux exemples de tendinification par compressions musculaires réciproques ont été donnés, aussi bien chez les Mammifères que chez les Oiseaux, par un de mes élèves M. J. Romignot ¹ dans sa thèse de Doctorat en Médecine. Je n'insisterai pas davantage, notant cependant le grand profit qu'auraient à tenir compte de cet important facteur les études de myologie. L'histoire du muscle digastrique qu'on a si souvent faite ² pourrait singulièrement

1. J. Romignot : Du rôle de la compression active dans la localisation des tendons. *Th. Doct. Fac. Médecine*, Lille, 1902.

2. Voir l'important travail de J. Chaine : Le Digastrique (Abaisseur de la mandibule des Mammifères) *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1914-1919.

s'éclairer si, au lieu d'envisager uniquement la considération

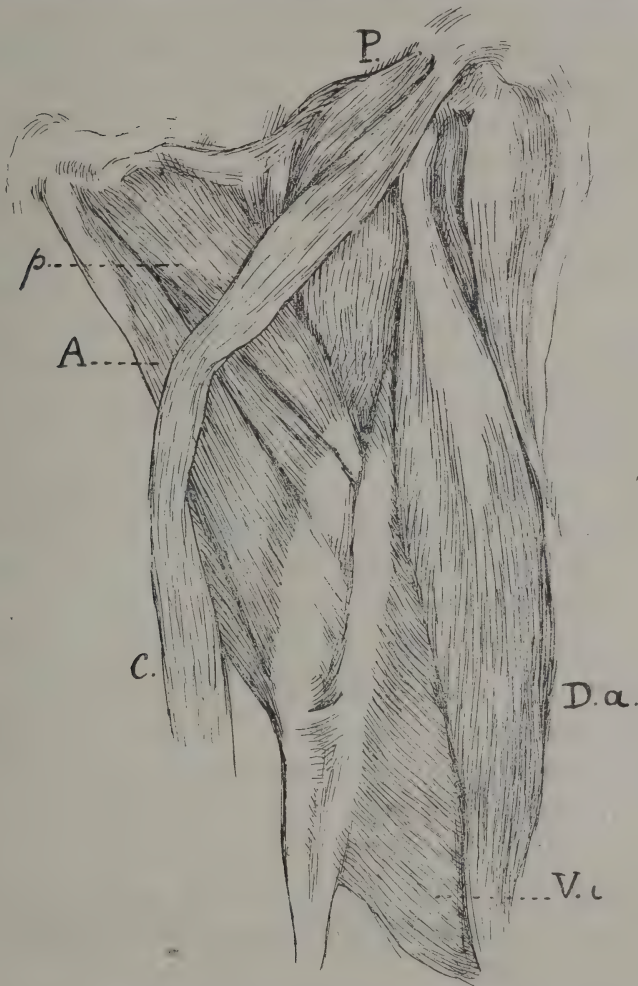


Fig. 95. — Les muscles de la face antérieure de la cuisse gauche chez l'Homme. Pour montrer la tendinification des muscles adducteurs (A.) par l'action compressive du couturier (c.). — Ce dernier est rejeté en dedans. — D. a., Droit antérieur. — P., Psoas. — p., Pectiné. — V. i., Vaste interne. (D'après J. ROMIGNOT. — Thèse Doctorat en Médecine. Lille 1902.)

très importante d'ailleurs du mode d'innervation, si au lieu de se borner, comme l'ont fait tant d'auteurs, à chercher des

ressemblances, avec l'idée préconçue de tout interpréter par l'atavisme, l'on faisait intervenir aussi, comme C. Toldt en a eu le grand mérite¹, la notion du facteur morphogénique compression. Je ne veux point essayer de trancher ici la question très complexe de la signification du muscle digastrique qui a suscité de si nombreux et si laborieux travaux², du déterminisme possible de sa forme très particulière, je ferai seulement remarquer que chez beaucoup de Mammifères, de Rongeurs par exemple, chez le Cobaye notamment, on voit le tendon intermédiaire de ce muscle correspondre exactement à la région qui paraît subir de la part du ptérygoïdien interne une compression contre le plan résistant que constitue l'os hyoïde.

Chez d'autres animaux, et le *Cheiromys madagascarensis* Et. Geoffr. en fournit un bon exemple, le tendon intermédiaire du digastrique qui est particulièrement long et grêle correspond exactement aussi à une sorte d'étroit défilé limité, en dehors par un puissant ptérygoïdien interne, en dedans par le larynx et l'extrémité supérieure de la trachée avec les muscles qui les garnissent, en bas par une volumineuse glande sous-maxillaire.

Des conditions de ce genre ne peuvent être négligées par qui veut expliquer la division du digastrique en deux corps musculaires séparés par un long tendon qui chez certains mammifères se trouve secondairement réduit à une simple intersection fibreuse.

1. C. Toldt : Der Winkelfortsatz des Unterkiefers beim Menschen und bei den Säugetieren und die Beziehungen der Kaumuskeln zu demselben. *Sitz. der k. Akademie der Wissensch. Wien Math. nat. Klasse* CXIV. Bd. 1905.

Id. : Der M. Digastricus und die Muskeln der Mundhöhlenbodens beim Orang. *Id. Bd.* CXVI. 1907.

Id. : Der vordere Bauch der M. digastricus mandibulae und seine Varietäten beim Menschen. *Id. Bd.* CXVI. 1907 et *Bd.* CXVII. 1908.

2. Par exemple celui de Chaîne qui contient une bibliographie complète de la question.

Il est important de bien remarquer, et ceci ressort nettement d'ailleurs des développements qui précèdent ¹, que la compression ne se borne pas à localiser les tendons sur le

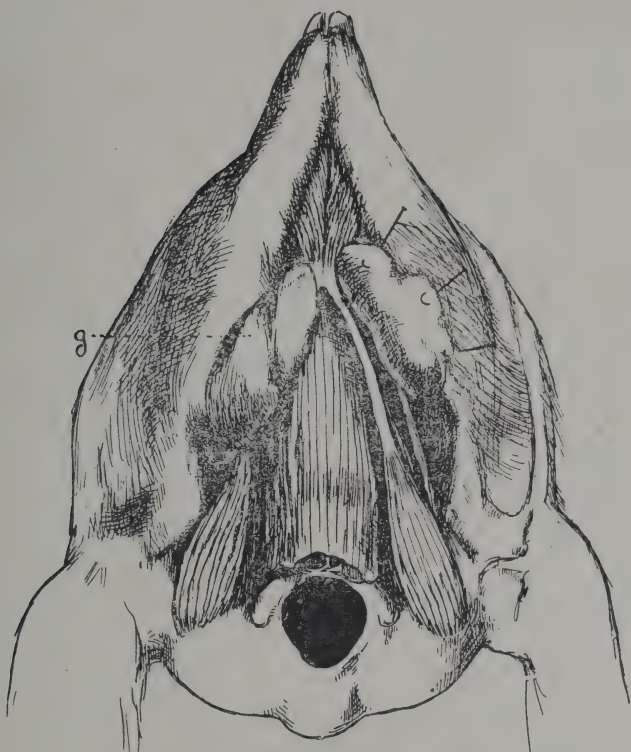


Fig. 96. — Région de l'auge chez le *Cheiromys madagascarensis* Et. Geoffr. (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat., n° 1884-2136). Pour montrer la tendinification de la partie moyenne du muscle digastrique par compression de la glande sous-maxillaire (g.). A gauche, cette dernière est érigée en dehors. G. N.

trajet des muscles, elle aboutit aussi à en raccourcir la partie contractile, et, il en résulte qu'au point de vue de l'adaptation générale, elle joue, comme nous le verrons, un rôle fondamental.

1. Voir pages 297 et suivantes.

En l'absence de toute compression, on peut voir des intersections tendineuses multiples exister sur le trajet de certains muscles allongés, tels que le grand droit de l'abdomen par exemple chez les Mammifères.

Dans mon mémoire sur les caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés¹, j'ai essayé d'expliquer de la façon suivante la segmentation transversale que présente le revêtement musculaire des Poissons. Supposons que les Poissons nageurs aient seulement, avec un rachis flexible, une paire de muscles puissants formés de longues fibres allant de la tête à la queue ; ces muscles en se contractant ensemble pourront évidemment maintenir la rectitude et la rigidité du rachis, mais lorsque l'animal devra, pour changer de direction, ployer son corps à droite ou à gauche, il ne pourra le faire avec la précision et la mesure nécessaires : s'il contracte à fond l'un de ces muscles, il donnera de ce fait à son corps son maximum d'incurvation ; pour réaliser un mouvement mesuré et précis, il ne devra que le contracter partiellement, et l'on peut admettre qu'il se produira ainsi, par le fait de ces contractions partielles et localisées, une division du muscle en segments, qui est précisément celle dont nous constatons l'existence. Grâce à la disposition qui vient d'être indiquée, le Téléostéen nageur peut incurver son rachis seulement sur la longueur qui convient et à la place qui convient. Ainsi peut peut-être s'expliquer la réapparition (ou la persistance), chez des types aussi spécialisés que sont les Poissons téléostéens, de la disposition segmentaire, vraisemblablement primitive, des muscles somatiques.

1. R. Anthony : Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Annales des Sc. naturelles. Zoologie*, 1912.

Je serais donc assez disposé à croire que beaucoup de segmentations transversales de muscles, celle du grand droit notamment, ont été secondairement acquises sous l'influence de contractions partielles et localisées ; dire qu'elles sont les vestiges d'une disposition primitive, n'est que se payer de mots, si du moins on se contente de cette apparence d'explication. L'intersection tendineuse du mas-toïdo-huméral des animaux non claviculés est sans doute le vestige d'une clavicule disparue ; mais l'origine de la clavicule elle-même semble pouvoir s'expliquer de la façon que j'ai indiquée et sur laquelle je reviendrai ¹.

§ 8. — CONSIDÉRATIONS SUR LA CONSTITUTION ARCHITECTURALE DES MUSCLES

On doit à la vérité considérer un muscle déterminé comme un ensemble dont les différentes parties élémentaires, les fibres contractiles munies ou non d'un tendon, sont en réalité les unités organiques.

Lorsque ces dernières tendent à une action commune elles se groupent de façon à former ce que l'on convient d'appeler un muscle.

En se plaçant au point de vue théorique, on peut aisément faire dériver les unes des autres toutes les dispositions architecturales susceptibles d'être réalisées.

Le cas le plus simple que l'on puisse concevoir est celui dans lequel les fibres d'un muscle étant parallèles sont de nature contractile suivant tout leur trajet. Dans ce cas, le muscle est nécessairement d'un calibre égal d'un bout à l'autre.

1. Voir pages 317 et suivantes.

Les muscles de ce type peuvent être cylindriques, c'est-à-dire plus ou moins circulaires suivant une section perpendiculaire à la direction des fibres (muscles adducteurs de la plupart des Mollusques acéphales). Ils peuvent être aplatis, rubannés ou même avoir une section transversale de forme plus quelconque.

Supposons maintenant que les conditions soient telles que les fibres musculaires soient munies de tendons.

La disposition définie par l'identité de calibre d'un bout à l'autre de l'organe peut encore être réalisée, par exemple si les portions contractiles des fibres se disposent à des niveaux différents de façon à constituer de petits ventres dont les épaisseurs ne s'ajoutent pas.

Tel est, comme l'a montré Weiss, le cas du muscle masséter de l'Homme et probablement de beaucoup d'autres mammifères.

Si les fibres tendineuses se trouvent réparties aux extrémités de l'organe de telle sorte qu'un tendon soit nettement visible, le parallélisme des éléments pourrait se maintenir encore, bien que le diamètre des fibres tendineuses soit beaucoup plus étroit que celui des fibres musculaires. Il suffirait que les premières restassent plus distantes les unes des autres que ne le seraient les secondes. Mais ce type de muscle ne paraît être que rarement réalisé.

Supposons un muscle constitué d'éléments parallèles munis de tendons à chacune de leurs extrémités. Ces tendons ayant un diamètre plus étroit que celui des éléments contractiles auront toutes chances de converger, ils le feront dans la plupart des cas, la compression aidant; dans de

telles circonstances le muscle est en fuseau à ses deux extrémités. La disposition en fuseau à une extrémité seulement est réalisée dans les muscles à fibres convergentes et dont les tendons élémentaires sont tous localisés du côté du point de convergence.

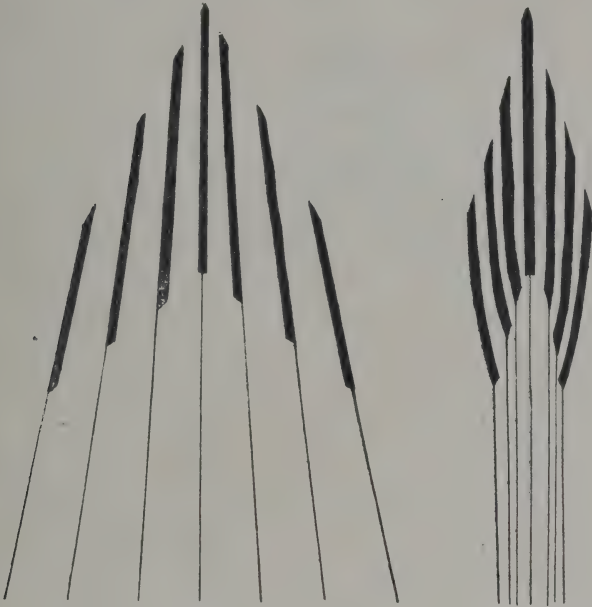


Fig. 97. — Schéma destiné à faire comprendre le mécanisme de la constitution des muscles pennés. Les fibres contractiles sont indiquées par un gros trait, les fibres tendineuses par un trait fin.

Les muscles qu'on appelle pennés paraissent directement dériver de muscles dont les fibres, munies de tendons, se sont trouvées en outre, et en raison de nécessités quelconques, contraintes de s'insérer à des niveaux différents les unes par rapport aux autres.

Supposons un muscle de ce type ; si les fibres tendineuses y sont disposées ainsi que le montre, à gauche, la figure 97, et qu'elles se rapprochent excessivement les unes des

autres sous l'influence par exemple d'une compression exercée, les fibres contractiles sembleront alors s'insérer très obliquement sur un tendon commun à la façon des barbes d'une plume sur leur rachis. (Architecture pennée.)

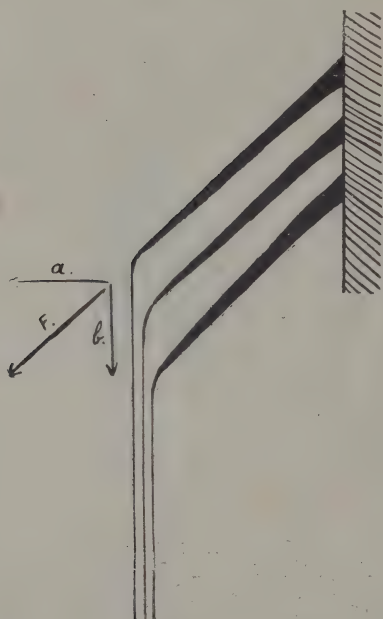


Fig. 98. — Schéma destiné à faire comprendre la déperdition de force qu'entraîne la disposition pennée.

Les muscles pennés peuvent être simples ou complexes c'est-à-dire que les fibres musculaires peuvent s'insérer d'un seul, des deux côtés ou tout autour d'un tendon.

Dans un muscle penné le tendon semble pénétrer et s'enfoncer en quelque sorte dans la masse musculaire.

La disposition inverse peut d'ailleurs exister aussi. Il suffit pour qu'elle se produise d'une localisation inverse à l'origine des fibres contractiles et des fibres tendineuses.

Lorsqu'un muscle passe à la disposition pennée sans augmenter le nombre de ses fibres, il perd évidemment de sa puissance. Il est facile d'observer que, si une fibre produit en se contractant une force F , de ses deux composantes a et b , la dernière seule est utile, comme l'a noté G. Weiss, puisque seule, elle est dirigée dans le sens du tendon (voy. fig. 98).

Mais d'autre part, un muscle penné, tout en correspondant à un mouvement de moindre amplitude qu'un muscle

à fibres parallèles ou convergentes qui aurait le même aspect c'est-à-dire, avec une toute autre architecture, la même longueur *apparente* de tissu contractile, a beaucoup plus de puissance que lui. Il semblerait que ce soit d'ordinaire par l'acquisition de la disposition pennée qu'un muscle augmente de volume lorsque s'augmente le nombre de ses fibres.

Demoor¹ répétant l'expérience de Marey sur la résection du calcanéum établit que c'était en passant à une structure pennée très accusée que les muscles gastrocnémiens, augmentant sans doute ainsi le nombre de leurs fibres, s'accommodaient aux nouvelles conditions de puissance exigées par le raccourcissement du bras de levier.

1. Demoor : *Loco citato*.

CHAPITRE XIV

MORPHOGÉNIE OSSEUSE

§ 1. — LES CAUSES SUSCEPTIBLES DE DÉTERMINER LE MODE DE DÉVELOPPEMENT DES PIÈCES SQUELETTIQUES.

Le tissu osseux n'est qu'une forme du tissu conjonctif qui n'est lui-même qu'un tissu de remplissage existant là seulement où les muscles et, d'une façon générale, les organes lui permettent d'exister. Il se développe toujours aux dépens du tissu conjonctif (ou, s'il s'agit d'un développement précoce, du mésenchyme de la transformation duquel presque tout le tissu conjonctif adulte provient¹⁾ ; mais il passe souvent par un stade cartilagineux préalable, le cartilage (qui n'est lui aussi qu'une forme du tissu conjonctif²⁾ étant peu à peu envahi et détruit par le tissu osseux apporté sans doute par les vaisseaux et développé aux dépens du tissu conjonctif qui les entoure.

Les os de la voûte crânienne, par exemple, résultent d'une ossification du tissu conjonctif sans intermédiaire cartilagineux.

1. Les muscles du squelette dérivant du mésoderme, il doit en effet s'ensuivre que le tissu conjonctif de leurs tendons en dérive également.

2. Pratiquant des coupes sérieuses du tendon d'Achille de la grenouille, Renaut a vu que ce tendon, de son début sur le muscle à son attache au calcaneum, est d'abord constitué de tissus tendineux ; bientôt apparaissent entre les faisceaux fibrillaires du tendon quelques cellules cartilagineuses qui augmentent progressivement de nombre, le tendon passant insensiblement ainsi au pur cartilage hyalin de l'extrémité du calcaneum.

La plus grande partie des os du squelette des Mammifères passent au contraire au cours de leur développement par un stade cartilagineux. Par la suite, si leur développement en longueur se fait par les progrès d'une ossification à travers le cartilage, le développement de leurs diamètres est d'origine périostique, c'est-à-dire qu'il se rattache au mode d'ossification qu'on appelle direct.

Chez certains animaux, les pièces squelettiques que l'on voit être ailleurs de développement indirect ne dépassent pas le stade cartilagineux. C'est le cas par exemple de celles des Sélaciens.

Notons enfin que très souvent une pièce squelettique cartilagineuse, au lieu de s'ossifier au début par pénétration vasculaire, disparaît de bonne heure et est remplacée par un os de développement direct qui se substitue à elle.

Chez les Mammifères par exemple, le cartilage de Meckel se résorbe au cours du développement ontogénique et est remplacé par la mandibule qui se développe au dépens de son périchondre par ossification centrifuge. De même, chez les Batraciens anoures, la clavicule qui serait, suivant Gegenbaur¹ dont l'opinion est généralement adoptée, un os de développement direct vient se substituer peu à peu à l'arc cartilagineux que les auteurs appellent procoracoïde, mais qui n'est en réalité, comme H. Vallois et moi² l'avons montré, qu'une branche antérieure d'un coracoïde³

1. Voir à ce sujet : C. Gegenbaur : *Clavicula und Cleithrum. Morphologisches Jahrbuch*, Bd. 23, 1897.

Id. *Vergleichende Anatomie des Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen*. Bd. Leipzig, 1898.

2. R. Anthony et H. Vallois : Sur la signification des éléments ventraux de la ceinture scapulaire chez les Batraciens. *Bibliographie anatomique* Fascicule 4, t. XXIV.

3. *Coracoïde antérieur*, par opposition au coracoïde postérieur des Mammifères, si l'on admet les conceptions de Williston et de Broom. Voir par exemple R. Broom : *The morphology of the Coracoid. Anatomischer Anzeiger*. Bd. 41, 1913.

fenestré comme celui d'un certain nombre de Sauriens ¹.

Les causes qui déterminent dans certains cas le développement direct de l'os et celles qui conditionnent dans certains autres son développement indirect sont évidemment des plus difficiles à mettre en lumière. Cependant, les travaux anciens d'Ed. Retterer et ceux qu'il a publié en ces dernières années avec divers collaborateurs (Lelièvre, Neuville, Vallois) nous font au moins entrevoir le déterminisme de ces processus différents ².

On sait depuis longtemps que, lorsque, dans un cas de fracture, on prend soin de maintenir les fragments osseux coaptés en immobilité complète, la réunion peut se faire très rapidement et par ossification directe.

Si, au contraire, on néglige de les immobiliser, la réunion se fait lentement et le cal est cartilagineux.

D'autre part, au cours de ses recherches sur les sésamoïdes, Ed. Retterer a montré que le frottement d'un tendon sur un relief osseux amenait la transformation de ses éléments d'abord en un tissu particulier qu'il appelle vésiculo-fibreux, puis en cartilage susceptible de s'ossifier ensuite. Le rôle du frottement dans la production des sésamoïdes se trouve particulièrement bien mis en lumière aussi par cette observation de F.-X. Lesbre : On dit qu'un cheval est pinçard lorsque les articulations de son extrémité sont disposées de telle sorte qu'au lieu de reposer sur la sole, elle appuie sur l'extrémité antérieure du sabot,

1. Il existe une fenêtré chez l'*Anguis* (comme chez les Batraciens anoures), deux chez le *Scincus*, trois chez l'*Uromastix*, quatre chez l'*Iguana*.

2. Voir aussi : A. Cannieu et Laffite-Dupont : Des Cartilages et fibro-cartilages articulaires. *Ann. de Médecine et de Chirurgie de Bordeaux*, 1899.

c'est-à-dire sur la pince. Dans ces conditions, le tendon de l'extenseur s'applique et frotte sur le bord proximal antérieur de la phalange unguéale. Au cours de la dissection d'un cheval porteur de cette tare, F.-X. Lesbre constata la

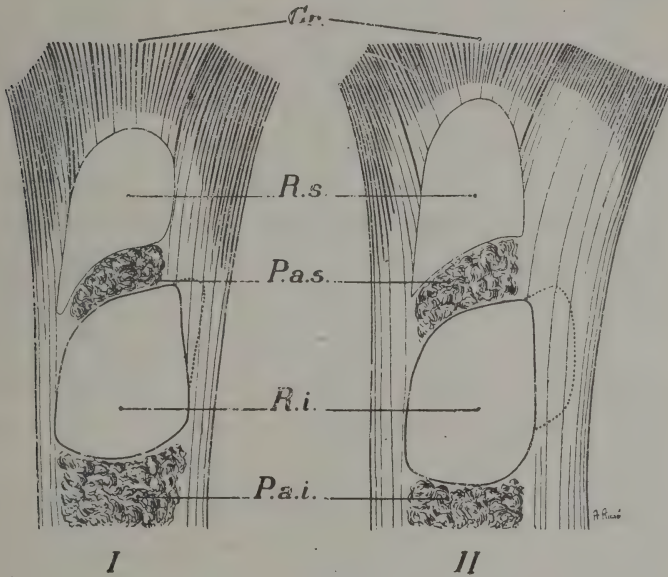


Fig. 99. — La double rotule des Lémuriens : I, *Lemur mongoz* L. ♂ adulte (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1912-446). — II, *Lemur catta* L. ♀ adulte (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1900-32). Côtés gauches. $\times 2 \frac{1}{2}$. Cr. Quadriceps crural dans lequel s'est développée la rotule supérieure (R. s.). — P. a. s., Paquet adipeux supérieur interrotulien. — R. i., Rotule inférieure. — P. a. i., Paquet adipeux inférieur ou susrotulien. La ligne pointillée indique le contour de l'épaississement fibreux qui prolonge en dedans le bord interne de la rotule dans l'expansion du vaste interne (d'après H. V. VALLOIS).

présence, dans le tendon de l'extenseur, au point exact où se produisaient le contact et le frottement, d'un sésamoïde qui n'existe jamais chez les individus normaux.

Un autre exemple également caractéristique est celui d'une rotule supérieure ou proximale surajoutée à la rotule inférieure ou distale classique. La présence de cette rotule

supérieure d'abord constatée par Riolan¹ au XVII^e siècle a été constatée à nouveau et expliquée par Retterer et H. Vallois chez un certain nombre de Mammifères du groupe des Primates et de celui des Rongeurs pour ne citer que ceux-là². En raison des rapports spéciaux qu'affecte chez eux le fémur avec le tibia, en raison aussi de certaines particularités de leurs attitudes et de leur mode de locomotion, le tendon du triceps crural subit des frottements en des régions inhabituelles, ce qui détermine la production d'un sésamoïde supplémentaire vésiculo-fibreux. Vallois (1914) a bien montré que la rotule supérieure est caractéristique de l'adaptation au saut. Le Tarsier et le Lémur en possèdent une très nette. De Fenis a établi que la même disposition rencontrée par lui chez un très grand nombre de Chauve-souris et chez les Paresseux (il a même vu chez un *Cholæpus didactylus* L. jusqu'à trois rotules ossifiées) pouvait aussi être en rapport avec l'adaptation à la suspension arboricole³.

Au surplus, si l'on considère un même sésamoïde chez un grand nombre de Mammifères adultes, on constate que, chez les uns, il présente la constitution fibreuse (sésamoïde du tendon réfléchi du long péronier latéral chez le chien), chez d'autres la constitution vésiculo-fibreuse (ce même sésamoïde chez l'Homme), chez d'autres enfin la constitution cartilagineuse ou même osseuse (chez les Singes grim-

1. Riolan : Œuvres anatomiques. 1623.

2. Ed. Retterer et H.-V. Vallois : De la double rotule de quelques Primates. *C. R. Soc. Biologie*, oct. 1912.

Id. : De la double rotule de quelques Rongeurs. *C. R. Soc. Biologie*, oct. 1912.

Id. : Ebauche de rotule supérieure chez l'Homme. *C. R. Soc. Biologie*, nov. 1912.

Id. De la rotule et du genou des Chéiroptères. *C. R. Biologie*, nov. 1912.

H.-V. Vallois : Etude anatomique de l'articulation du genou chez les Primates. *Th. Doct. en Médecine*. Montpellier, 1914.

3. F. de Fenis : Le membre pelvien des Chéiroptères, ses caractères d'adaptation à la suspension. *Th. Doct. ès Sciences*. Paris, E. Larose, 1919. (*Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle*.)

peurs), et, que ces différences de constitution répondent

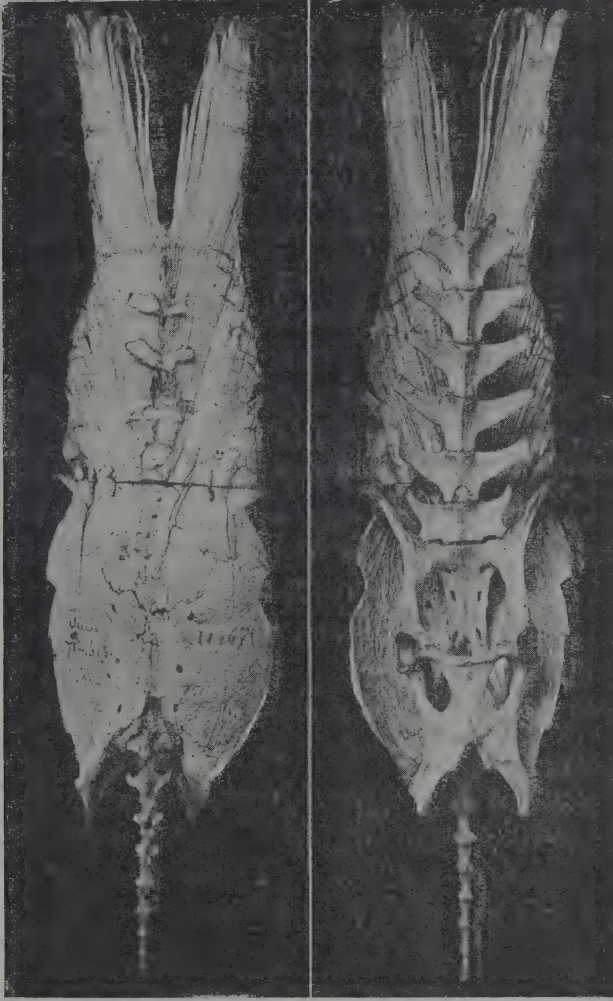


Fig. 100. — Région postérieure du rachis et bassin d'un Tragule pour montrer l'ossification des tendons des muscles de l'épisome. (Coll. Anat., com. n° A. 11467).
A gauche, vue dorsale; à droite, vue ventrale. $\frac{1}{2}$ de G. N.

exactement à des différences dans l'intensité du frottement. (Ed. Retterer.)

Ces faits et un très grand nombre d'autres, la présence par exemple d'un revêtement de cartilage tout le long de la gouttière où glisse le tendon du muscle long péronier latéral, l'existence aussi d'un encroûtement cartilagineux au crochet de l'aile interne de l'apophyse ptérygoïde au point où elle subit le contact du tendon du muscle péristaphylin externe etc., tendent bien à prouver que le frottement est, pour le moins, un des principaux facteurs qui déterminent la transformation du tissu conjonctif en cartilage et qu'il doit par conséquent être à l'origine du développement indirect du tissu osseux.

Il ne semble pas cependant qu'il soit possible d'expliquer ainsi le développement indirect des os fondamentaux du squelette en général, en d'autres termes des grands os longs. Mais il faut observer qu'il s'agit ici de formations anatomiques depuis si longtemps acquises et héréditairement fixées qu'il nous est actuellement devenu presque impossible de découvrir les causes, probablement très complexes, qui se sont anciennement trouvées à leur origine.

Le développement direct (c'est-à-dire sans intermédiaire cartilagineux) des pièces squelettiques paraît lié à l'immobilité. Ce qui a été dit tout à l'heure à propos des conditions de formation des cals dans les cas de fracture vient à l'appui de cette conception. Les faits d'ossification des parties tendineuses qui restent à peu près immobiles au moment de la contraction des muscles qui s'y attachent parlent également dans ce sens, et, l'on connaît de nombreux exemples de ces ossifications soit dans la région lombo-sacrée de quelques Mammifères (voir fig. 100), soit dans la jambe des Oiseaux (voir fig. 116), soit dans les myosepts des Poissons téléostéens.

Notons encore que l'immobilité est incontestable en ce qui concerne les os de recouvrement de la boîte crânienne,

et qu'on peut estimer aussi que l'ossification périostique secondaire des grands os longs est également en rapport avec ce facteur. Sur un fœtus de *Cynocephalus porcarius* Bodd. j'ai observé qu'elle était plus intense là où s'insèrent les muscles les plus nombreux et les plus puissants. (Voir fig. 101.)

Il semble enfin que l'on puisse considérer l'intervention du facteur immobilité dans l'histoire de l'évolution de la clavicule chez les Mammifères.

D'une façon générale, aussi bien chez les Mammifères euthériens que chez les Marsupiaux, la présence de la clavicule est en rapport avec la faculté que possède le membre antérieur de se mouvoir dans plusieurs plans différents. Très développée chez les Primates, arboricoles préhenseurs, elle est rudimentaire chez les arboricoles marcheurs comme les Félins dont les membres ont déjà moins de liberté; elle est nulle ou pratiquement nulle chez les marcheurs terrestres spécialisés, les Ongulés par exemple dont les membres antérieurs se déplacent uniquement d'avant en arrière et fonctionnent comme de simples colonnes de soutien.

Au surplus, la clavicule paraît être un organe essentiellement primitif. Elle existe bien développée chez tous les



Fig. 101. — Squelette du membre postérieur droit d'un fœtus de *Cynocephalus porcarius* Bodd. Pour montrer la prédominance de l'ossification périostique dans les régions d'insertion maxima des muscles au fémur et au tibia (face de flexion des rayons osseux). (Figure extraite d'un mémoire de R. ANTHONY et F. VILLEMEN destinée à paraître dans les Comptes rendus de la Mission ROHAN-CHABOT.)

Insectivores, à l'exception du *Potamogale*, et, il nous paraît, avec Matthew¹, indubitable que sa présence devait caractériser les premiers Mammifères dans le mode d'existence

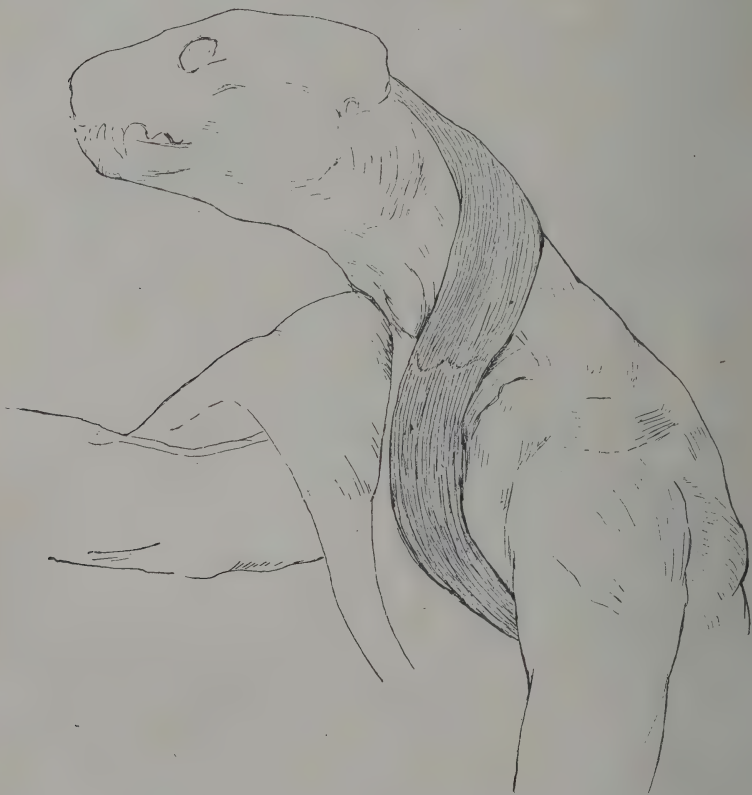


Fig. 102. — L'intersection fibreuse claviculaire gauche du Puma au travers du muscle mastoïdo-huméral.

desquels l'arboricolisme semble, ainsi que nous l'avons exposé ailleurs, avoir tenu une place importante².

1. W. D. Matthew : The arboreal ancestry of the Mammalia. *American naturalist*, 1904.

2. R. Anthony : Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Annales des Sciences naturelles Zoologie*, 1912.

On constate aussi d'autre part que tous les animaux dépourvus de clavicule, les Ongulés par exemple, présentent dans le muscle mastoïdo-huméral, à la place quelle devrait occuper, une intersection fibreuse, vestige d'un élément squelettique disparu, mais que H. Winza¹ a rencontré au cours du développement ontogénique.

On sait que chez l'Homme, le point d'ossification primitif de la clavicule apparaît du trentième au trente-cinquième jour de la vie fœtale en plein tissu conjonctif.

Quelles sont les causes qui ont pu provoquer le développement d'une clavicule?

Si, se plaçant au point de vue théorique, on suppose un Mammifère muni d'un grand et long muscle reliant la tête au bras tel qu'est par exemple le mastoïdo-huméral du chien, on conçoit que, lorsque le membre antérieur tend à se placer parallèlement à la tête, son extrémité antérieure dirigée en avant, le grand muscle en question se replie sur lui-même au niveau de l'épaule. Si dans cette position le membre antérieur exécute quelque mouvement que ce soit, la partie du muscle située distalement par rapport à la plicature tend à se contracter indépendamment du reste. Il en est de même de la portion proximale du muscle lorsque la tête se déplace. Il résulte nécessairement de cet état de choses que le muscle présente, au moins à certains moments de son fonctionnement, une région relativement fixe et immobile au niveau de l'épaule. Là, il tend à se segmenter et c'est à cette région immobile que correspond la clavicule qui, au cours de l'ontogénie, s'ossifie directement, c'est-à-dire sans intermédiaire de tissu cartilagineux.

1. H. Winza : Ueber ein transitorisches Rudiment einer knöchernen Clavicula bei Embryonem eines Ungulaten. *Morph. Jahrb.* Bd. XVI.

C'est probablement, à mon sens, à la suite des frottements qu'entraîne l'état de liberté que prend de plus en plus le membre antérieur des Mammifères arboricoles par exemple que la clavicule, os de formation directe, se garnit secondairement à son *extrémité mésiale* d'un cartilage auquel du tissu osseux se substitue plus tard.

§ 2. — L'ARCHITECTURE INTÉRIEURE DES OS

On rencontre dans le tissu osseux deux types de structure, le type compact et le type spongieux.

L'un et l'autre s'observent dans les os des membres ; dans les os longs, la diaphyse, c'est-à-dire le corps de l'os, est périphériquement constituée de tissu compact, les épiphyses, c'est-à-dire les extrémités, étant entièrement formées de tissu spongieux. Les os courts sont entièrement aussi constitués de tissu spongieux, et, les os plats qui présentent du tissu spongieux dans leurs parties les plus épaisses sont formés, dans leurs parties les plus minces, de deux lames de tissu compact accolées.

Il est évident à priori que le tissu spongieux doit présenter une résistance moindre que le tissu compact aux tractions musculaires et surtout aux pressions ; on constate cependant que les travées qui le constituent sont, ainsi que l'ont montré de très nombreux travaux, ceux par exemple de Rodet (1844)¹, de Meyer (1867)², de J. Wolff (1870)³,

1. Rodet : Des moyens propres à distinguer les différentes espèces de fractures du col du fémur. *Th. Doct. en Médecine*. Paris, 1844.

2. H. von Meyer : Die Architektur der Spongiosa. *Archiv f. Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Med.*, 1867.

3. J. Wolff : Ueber die innere Architektur der Knochen, etc... *Virchow's Archiv*. Bd. 50, 1870.

de Wolfermann (1872)¹, d'Aeby (1873)², de Langerhans (1874)³, de Duret (1876)⁴, de Charpy (1884)⁵, et surtout les études du mathématicien Culmann, agencées de telle sorte qu'avec un minimum de substance le tissu spongieux offre une résistance maxima.

L'agencement, la direction des travées varie suivant les animaux que l'on considère et correspond toujours à leurs nécessités particulières de fonctionnement.

Il suffit d'examiner la structure d'un certain nombre d'os du membre inférieur de l'Homme pour apprécier la perfection de cette accommodation.

Si l'on pratique une coupe coronale de l'extrémité supérieure d'un fémur humain, on constate que les travées osseuses y sont disposées de façon à constituer une série de voûtes ogivales superposées dont les pieds s'appuient sur le tissu compact du corps dans la région du col chirurgical et dont les sommets se disposent en s'inclinant de plus en plus vers l'axe du col anatomique. De plus, la tête est formée de systèmes de travées rayonnantes qui semblent être en quelque sorte là comme pour recueillir toutes les pressions que l'os peut subir dans les différentes attitudes. Le plus important de tous ces systèmes de travées est celui qui, débutant dans la région supérieure de la tête, vient finir en dedans à la base du col ; il

1. H. Wolfermann : Beitrag zur Kenntniss der Architektur der Knochen. *Archiv f. Anat., Physiol. und wissensch. Med.*, 1872.

2. Chr. Aebly : Zur Archit. der Spong. *Centralbl. f. d. med. Wiss.*, 1873.

3. P. Langerhans : Beitrage Zur Archit. d. Spong. *Virchow's Archiv*. Bd. 61, 1874.

4. Duret : Note sur la disp. du tissu spongieux des os. *C. R. Soc. Biol.*, 1876.

5. A. Charpy : Le col du fémur. *Bull. Soc. Anthropologie de Lyon*, 1884.

Les premiers auteurs (Rodet, et, plus de vingt ans après, Meyer) qui ont étudié l'architecture des os spongieux se sont bornés à la décrire. C'est alors que Culmann en donna l'explication qu'ont corroborée les travaux qui se sont succédé depuis ceux de J. Wolff.

correspond à la pression considérable qui, dans l'attitude verticale, s'exerce précisément suivant la direction qu'il affecte.

Dans l'épiphyse inférieure du fémur, on constate aussi la

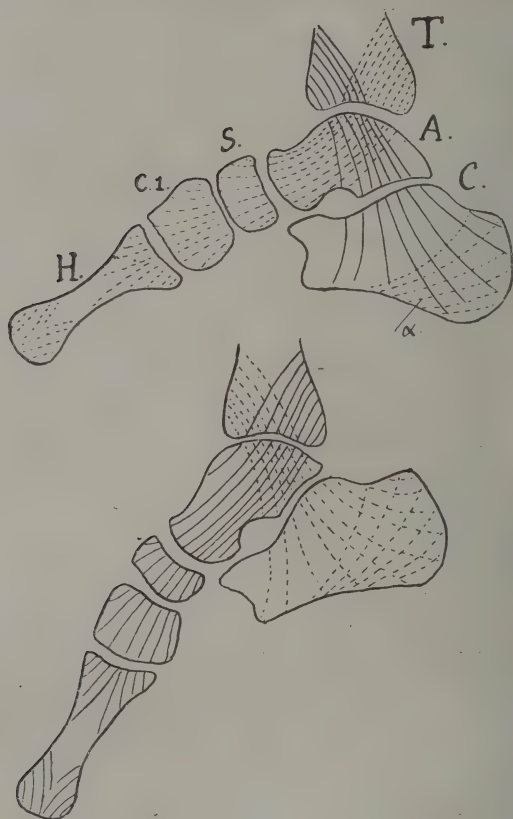


Fig. 103. — Les travées des os du pied humain. En haut, le pied à plat sur le sol.

En bas, le pied en extension reposant sur la tête des métatarsiens. Les travées qui sont respectivement en rapport avec chacune de ces deux attitudes sont indiquées par un trait plein. — T., Extrémité inférieure du tibia. — A., Astragale. — C. Calcaneum. — C. 1., Premier cunéiforme. — H., Métatarsien de l'hallux. — α., Travées répondant aux tractions exercées par le tendon d'Achille. Schématique.

présence d'un système de travées qui correspond exactement au sens des pressions que cet os subit dans l'attitude verticale.

Dans la rotule, deux systèmes de travées s'observent : les unes longitudinales qui prédominent généralement dans la région antérieure de l'os et qui correspondent à la traction du triceps crural, les autres antéro-postérieures qui prédominent généralement dans la région postérieure de l'os et qui correspondent à la pression qu'il subit lorsque le genou à demi fléchi est vigoureusement appliqué sur les condyles fémoraux.

Les travées de l'extrémité supérieure du tibia présentent la disposition suivante : de chaque cavité glénoïde part un double système de lignes, les unes se dirigeant verticalement vers la paroi compacte du côté correspondant, les autres allant rejoindre la paroi compacte du côté opposé. Il en résulte un entrecroisement et une série de voutes en ogive dont les sommets se disposent suivant l'axe du tibia.

L'architecture de l'extrémité inférieure du tibia se rapproche beaucoup de celle de l'extrémité inférieure du fémur. Les travées sont dirigées suivant le sens des pressions que l'os subit.

L'architecture des os du pied est particulièrement inté-

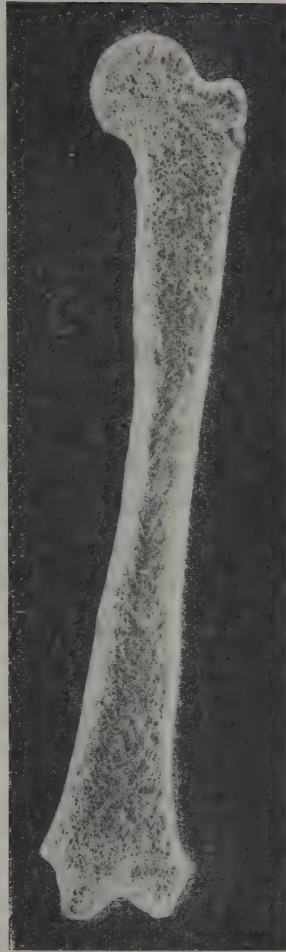


Fig. 104. — Coupe coronale d'un fémur droit de *Choloepus didactylus* L. (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. n° 1993-471). Pour montrer l'absence presque complète de systématisation des travées. Photographie directe de l'os scié longitudinalement suivant le plan coronal. $\frac{8}{4}$ de G. N.

ressante à examiner. Lorsqu'on considère l'astragale, on voit qu'il présente deux systèmes principaux de travées : 1° un système qui va de la poulie à la tête et se continue distalement à travers le scaphoïde, le premier cunéiforme et le métatarsien de l'hallux (pour s'en tenir à la considération du premier rayon digité seulement), proximalelement avec les travées de l'extrémité inférieure du tibia qui viennent s'appuyer sur le tissu compact de la face postérieure de l'os. Ce système de travées correspond aux pressions qui s'exercent lorsque au cours de la marche le pied étant étendu sur la jambe repose sur la tête des métatarsiens ; 2° un système qui partant également de la poulie se dirige en arrière et se continue dans le calcanéum ; il est le prolongement des travées de l'extrémité inférieure du tibia qui viennent prendre leur point d'appui sur le tissu compact de la face antérieure de cet os. Ce système correspond aux pressions qui s'exercent lorsque le pied repose à plat sur le sol (voir fig. 103).

Parmi les systèmes de travées qui existent aussi dans le calcanéum il convient également de faire une mention toute particulière de celui qui, situé en arrière, répond aux tractions exercées par le tendon d'Achille (α, fig. 103).

Si l'on étudiait l'architecture des os de différents autres Mammifères, on s'apercevrait que, ainsi qu'il a été dit, les dispositions changent suivant les différentes attitudes habituelles et suivant les divers modes de fonctionnement¹. Les Bradypodidés qui affectent, comme l'on sait, une attitude renversée dans les arbres où ils vivent présentent une architecture non systématisée, ou à peu près, de la tête de leur fémur (voy. fig. 104), et, la disposition des travées dans

1. Voir précisément à ce sujet : G. de M. Rudolf : Correlation between Habit and the Architecture of the Mammalian femur, *Journal of Anatomy*. Jan. 1922.

cette même partie squelettique chez le Gorille, animal qui pour ainsi dire ne marche pas et dont le pied est surtout un organe préhenseur est très différente de la disposition



Fig. 105. — Coupe coronale de l'extrémité supérieure d'un fémur gauche de Gorille (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat., n° A. 14178). G. N. La préparation effectuée d'après un procédé que j'ai indiqué en 1915 et 1916 (Voir : R. Anthony : Note sur un procédé d'étude de l'architecture du tissu spongieux des os. *Bull. Mus. Hist. nat.* 1915. — Id, Seconde note sur un procédé d'étude de l'architecture du tissu spongieux des os. *Bull. Mus. Hist. nat.* 1916), a été directement photographiée, et, la photographie directement reproduite en zincogravure tout comme un dessin au trait. L'architecture de la tête fémorale est assez différente chez le Gorille et chez l'Homme. Chez le premier, les systèmes de travées partant des parois interne et externe du corps de l'os sont disposés en ogives comme chez le second mais sont peu développés. D'autres travées partant d'abord du col anatomique et surtout développées du côté supérieur convergent vers le centre de la tête. A cette même région centrale aboutissent, venant de la périphérie de la tête, d'autres travées convergentes formant deux systèmes principaux dont l'un, le supérieur, paraît le plus développé.

humaine : on aperçoit sur une coupe coronale une série de travées rayonnées se réunissant en un point central de la tête. (Voy. fig. 105 et 106.)

Je rappellerais enfin qu'au cours du paragraphe consacré à l'étude des expériences morphogéniques réalisées dans la nature j'ai mentionné de nombreux cas où le changement des conditions de fonctionnement avait entraîné des modifications de l'architecture des os.

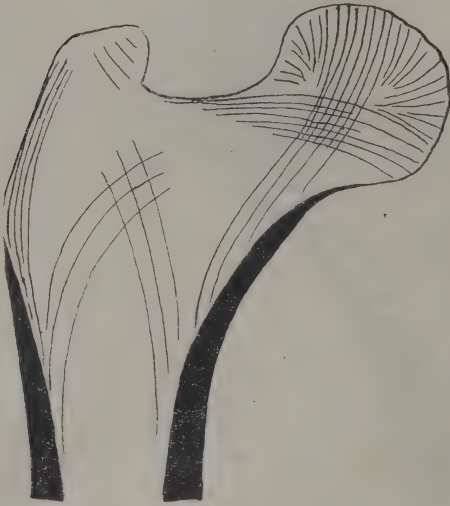


Fig. 106. — Schématisation de l'architecture de la tête fémorale du Gorille d'après la figure 105.

Le tissu compact enfin paraît soumis aussi à des lois analogues à celles qui régissent la morphologie du tissu spongieux. Poirier et Juvara⁴ ont observé que dans les fémurs incurvés l'épaisseur du cylindre diaphysaire est plus forte du côté concave que du côté convexe, cette différence tendant à disparaître sur les fémurs les plus droits. Reste à savoir évidemment si, dans ce cas particulier, l'augmentation d'épaisseur en question provient de l'incurvation ou de la présence d'une ligne âpre particulièrement saillante. Cette dernière hypothèse paraît devoir être la meilleure : nous avons vu en effet (voir fig. 101) que d'une façon générale l'ossification périostique est plus intense sur la face de flexion des os que sur leur face d'extension là où par conséquent s'insèrent les muscles les plus nombreux et les plus puissants.

Cependant, chez les rachitiques, où le fémur est anormale-

⁴ 4. Voir Poirier : *Traité d'Anatomie humaine*.

ment incurvé, J. Wolff a constaté que l'os s'épaississait du côté concave¹.

Quoi qu'il en soit, le mécanisme de cette accommodation remarquable que nous constatons entre l'architecture des os et leurs fonctions reste encore indéterminé, car il ne suffit pas de dire que la disposition des travées osseuses de la tête du fémur par exemple est due aux excitations que subit cet os en résistant aux actions qu'il supporte, la nutrition étant plus active dans les travées orientées suivant la direction de ces actions. En somme il faut bien reconnaître que l'excitation fonctionnelle, là comme partout, n'explique rien.

§ 3. — LE DÉTERMINISME DE LA FORME EXTÉRIEURE DES OS

Le tissu osseux devant être considéré comme un tissu de remplissage, ce n'est que par la suite et par le fait même de sa rigidité que l'os peut devenir un point d'appui au fonctionnement des muscles.

Les os affectent, comme l'on sait, les formes les plus variées : les uns, offrent l'aspect de colonnes plus ou moins allongées, d'autres au contraire comme l'omoplate, chez la plupart des Mammifères tout au moins, étant plats et lamelleux.

Ils présentent généralement une forme plus ou moins tourmentée, des parties en relief, crêtes ou apophyses, et, des parties en creux, fosses, cavités ou gouttières.

On est actuellement en mesure d'essayer d'exposer les principes généraux du déterminisme de la morphologie de la forme extérieure des os. Comme le tissu musculaire, le

1. J. Wolff : *Forme et Fonction : leur rapports réciproques dans l'organisme*. Trad. Tavel, 1901. J.-B. Baillière, p. 32, fig. 14.

tissu osseux présente une remarquable plasticité pendant toute la vie. Cette plasticité est seulement plus considérable dans la période qui précède l'âge adulte. Il est facile de la mettre en lumière soit par des expériences, soit par l'observation des modifications que le tissu osseux subit principalement au cours de la croissance sous l'action des causes mécaniques qui s'exercent sur lui.

Déjà, à la naissance, et avant que toute cause fonctionnelle actuelle ait pu intervenir, la forme définitive des os est ébauchée, c'est-à-dire que les os présentent déjà leurs caractères les plus généraux, leurs principales apophyses, leurs principales crêtes, leurs principaux méplats. Ces caractères tels qu'ils se présentent alors dépendent sans aucun doute de facteurs morphogéniques analogues à ceux dont nous voyons l'action s'exercer sous nos yeux, mais les résultats que ces facteurs ont produits dans les générations antérieures de la chose vivante étant aujourd'hui fixés, nous les voyons se manifester en dehors de l'intervention des causes dont en dernière analyse ils dépendent. Il est même à ce propos curieux de noter que de très bonne heure, et ainsi que nous l'avons vu, il existe une prédominance de l'ossification périostique, sur la face de l'os où se font les insertions les plus puissantes et où l'on verra chez l'adulte un développement plus marqué des rugosités, des crêtes et des saillies.

1° — LE DÉTERMINISME DE LA FORME GÉNÉRALE DES OS

Les os se constituant là seulement où les muscles le leur permettent, leur forme générale est tout d'abord fonction de la disposition des masses musculaires. Elle est aussi en rapport avec la forme de la région où l'os existe, et, l'on conçoit qu'un segment de membre auquel de

multiples et complexes conditions imposent d'être allongé et étroit, tel que la jambe, ne puisse avoir comme squelette que des os comme le tibia et le péroné également allongés et étroits.

D'autres causes que l'action directe des muscles ont aussi sur la forme générale des os une influence non négligeable. C'est ainsi, par exemple, que nous verrons plus loin à propos de l'étude des types adaptatifs¹ que les transformations des membres antérieurs sous l'influence des modes divers de leur fonctionnement amènent de profondes modifications dans la forme du thorax et par conséquent dans la courbure des côtes, et que la forme du sternum est étroitement en rapport avec celle du thorax.

De même, il y a une action réciproque importante entre la forme du cerveau et celle de la boîte crânienne qui le contient.

La pression directe, la pesanteur s'exerçant sur les os amènent encore de profondes modifications dans leur forme. C'est ainsi par exemple que c'est à l'influence de la pression s'exerçant pendant la période de croissance qu'il convient sans doute d'attribuer la formation des courbures vertébrales chez l'Homme et par conséquent les modifications de chaque vertèbre qui en résultent.

L. Manouvrier a émis l'hypothèse qu'un long séjour au lit pendant la période de croissance supprimant toute pression sur les cartilages de conjugaison des os longs des membres inférieurs provoquait ce qu'il appelle la macroskelie, c'est-à-dire l'allongement de ces membres par rapport au tronc; tout tend à prouver qu'il en est bien ainsi. N'admet-on pas aujourd'hui d'ailleurs qu'une nourriture

1. Voir seconde partie, livre II.

trop abondante pendant la première enfance contribuerait à provoquer, en amenant nécessairement une augmentation trop rapide du poids somatique, les déformations caractéristiques du rachitisme, comme si les os s'incurvaient écrasés sous le poids du corps.

2° — LE DÉTERMINISME DES DÉPRESSIONS ET DES SAILLIES OSSEUSES. — LE RÔLE DES ORGANES AVOISINANTS ET EN PARTICULIER DES MUSCLES.

Parmi toutes les causes qui agissent sur le système osseux le fonctionnement des muscles est la principale, et, cela, à un point tel que l'on peut dire que ce sont les muscles qui modèlent les os¹. Mais, ces causes ne sont point les seules dont il faille tenir compte ; tous les organes en général en contact avec le tissu osseux en modifient la forme : le cerveau imprime sur l'endocrâne la trace de ses circonvolutions.

On tend généralement à admettre que les tractions exercées par les muscles au niveau de leurs insertions constituent le principal mode de l'action morphogénétique de ces derniers. Il serait évidemment absurde de nier l'existence réelle de ces tractions, puisqu'elles sont les conditions indispensables des mouvements eux-mêmes et qu'elles s'exercent jusque pendant la période de repos par le fait de la tonicité musculaire. Mais, cela n'implique nullement que

1. L'action morphogénique du muscle ne se borne pas au système osseux. Elle est en fait très générale. E. Suchard reprenant des recherches de Ranvier a montré que, dans les veines et dans les artères, les cellules endothéliales s'allongent perpendiculairement à la direction des cellules musculaires qui sont en quantité prépondérante dans la paroi du vaisseau. Voir E. Suchard : Observations nouvelles sur la structure des veines. *Arch. d'Anatomie microscopique*, t. V, F. I. Avril 1902.

les os réagissent à ces tractions, autrement dit que les tractions musculaires puissent en modifier la forme.

Si on pouvait à la rigueur espérer faire admettre que c'est par ce mécanisme que se développent au niveau des insertions de certains muscles puissants des saillies, telle la crête d'insertion du pectoral superficiel à l'humérus si accusée chez certains Vertébrés, dans le cas de l'adaptation au vol par exemple (Oiseaux, Chéiroptères) ¹, comment pourrait-on, comme le fait justement remarquer G. Papillault, expliquer que d'autres muscles non moins puissants s'insèrent au fond de cavités profondes ²? Comment pourrait-on expliquer aussi que certaines crêtes existent alors qu'aucun muscle n'exerce de traction à leur sommet : le bréchet des Oiseaux et des Chéiroptères, la crête sagittale crânienne de nombreux Mammifères par exemple ³.



Fig. 107. — Humérus gauche de Pygargue africain ♂ (*Haliaeetus vocifer* Daud.) (Coll. Anat. comp. Mus. Hist. nat., n° 1908-60). Pour montrer le très grand développement de la crête d'insertion du muscle pectoral superficiel (p.). $\frac{2}{3}$ de G. N.

1. Cette crête résulte surtout en réalité de l'accentuation de la gouttière où passe le biceps et de l'extension aussi, chez les Chauves-souris, de la surface d'insertion du deltoïde, muscle puissant qui joue un rôle important dans l'exercice du vol au moment du relèvement de l'aile.

2. G. Papillault : Essai sur les modifications fonctionnelles du squelette. *Revue de l'École d'Anthropologie*, mars 1901.

3. Ceci suffit à réfuter l'opinion de J. Holtby (*Journal of Anatomy*, 1918) qui attribue à la traction des muscles qui s'y insèrent l'exagération de la saillie que constitue la ligne âpre du fémur (pilastre fémoral). Voir plus loin l'explication que donne L. Manouvrier du pilastre fémoral.

Expliquer la présence de dépressions en certains endroits, la présence de saillies en certains autres est



Fig. 108. — Face intérieure de l'écaïlle de l'occipital chez l'Homme. Pour montrer notamment les impressions des sinus veineux de la dure mère. — O., Trou occipital. — e., Impression du sinus latéral. — l., Crête endo-occipitale séparant les deux lobes cérébelleux. — c., Impressions du lobe occipital (*sulcus lunatus*): $\frac{3}{4}$ de G. N.

donc un problème plus complexe qu'on ne le pense généralement.

α. — Le déterminisme des dépressions osseuses.

Il y a deux cas à considérer : celui où la dépression ne correspond pas à une insertion musculaire, celui où elle y correspond.

Au premier cas se rattache la présence de dépressions

correspondant à divers organes comme celles qui désignent la position des glandes salivaires sur la mandibule, celles qui marquent le lieu de passage de divers vaisseaux, par exemple les impressions si nettes que laissent les sinus veineux et les vaisseaux méningés à la surface de l'endocrâne, les impressions digitales des circonvolutions enfin.

A ce premier cas se rattachent également les gouttières que l'on voit coïncider avec le passage de certains tendons à la surface des os, celles des tendons des muscles radiaux par exemple à la surface de l'extrémité distale du radius.

On semble considérer généralement que l'action des organes sur les os est souvent assimilable à une sorte d'usure résultant d'un frottement répété ; les tendons des radiaux par exemple useraient l'extrémité distale du radius comme l'anévrysme aortique use quelquefois le sternum ou d'une façon plus générale comme la corde qui retient un bateau au rivage use la borne autour de laquelle on l'enroule pour l'attacher. On se base pour soutenir cette opinion sur certains faits comme celui, exact d'ailleurs, que beaucoup de dépressions de cet ordre, d'origine musculaire ou tendineuse, sont absentes ou atténuées chez le fœtus ou l'enfant.

Tous les faits de ce genre peuvent s'expliquer en disant, avec G. Papillault¹, que l'organe appuyant sur le plan squelettique constitue un obstacle à la formation du tissu osseux lequel se forme librement au contraire à la périphérie. Plus la pression est grande, plus l'obstacle est important, et, on comprend ainsi pourquoi les impressions des circonvolutions cérébrales sont, chez l'Homme, absentes ou atténuées à la voûte du crâne, alors qu'elles sont profondes au contraire à sa base où le poids du cerveau, dans l'atti-

1. G. Papillault : *Loco citato*.



Fig. 109. — Os coxal droit de Gorille (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1942-274). L'ilion a été scié longitudinalement de *a* à *b* pour montrer sa très faible épaisseur. Longueur réelle de l'os coxal de *a* à *c* = 0 m. 313.

tude verticale augmente encore l'importance de l'obstacle que sa seule présence constitue.

Pour expliquer le mécanisme possible de la formation d'une dépression dans le cas où cette dépression correspond à une insertion musculaire, Papillault¹ se basant sur ce fait que généralement, dans un muscle les fibres contractiles s'insèrent au fond de dépressions ou sur des surfaces planes, alors que les insertions par l'intermédiaire de tendons se feraient plutôt sur des saillies, a eu recours à une hypothèse basée sur les propriétés phagocytaires des tissus; la substance osseuse se résorberait, pense-t-il, lorsqu'elle est au contact du muscle dont le tissu est doué d'une plus grande vita-

1. G. Papillault : *Loco citato*.

lité. Comme je l'ai dit en 1903¹ cette opinion ne me paraît pas pouvoir être retenue.

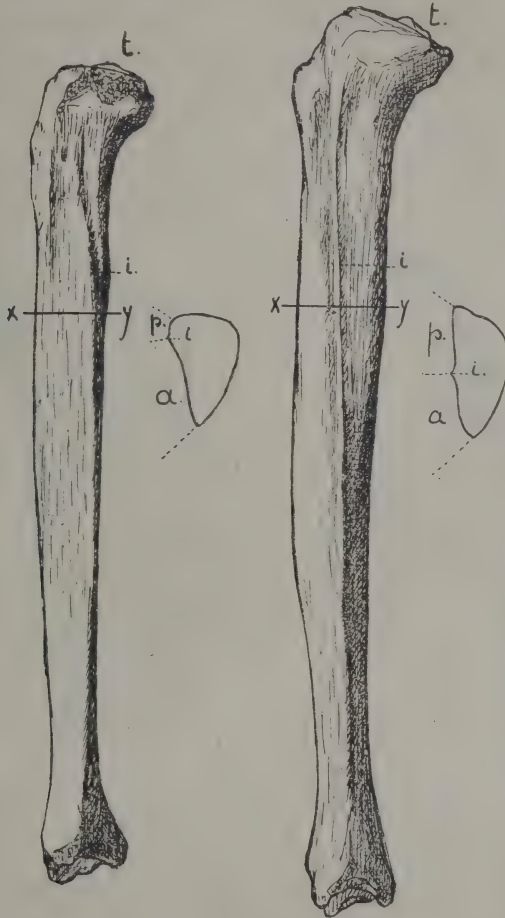


Fig. 110. — Tibias humains vus par leur face externe. A gauche, Gaulois de Châlons-sur-Marne (normal). A droite, Guanche (platynémique). A droite de chaque os sont représentées leurs sections transversales suivant xy . — i , Ligne d'insertion de l'aponévrose interosseuse. — a , Surface d'insertion du tibial antérieur. — $p.$, Surface d'insertion du tibial postérieur très étendue chez le Guanche sur la face externe du tibia. Les os sont représentés au $\frac{1}{3}$ de G. N. et les sections au $\frac{1}{2}$ de G. N. Cette figure montre en outre l'association à la platynémie de la rétroversion des plateaux tibiaux t .

1. R. Anthony : Introduction à l'étude expérimentale de la Morphogénie. Mo-

J'estime qu'il existe simplement entre les muscles et les surfaces des rayons osseux une sorte de régulation.

Si l'écartement des points d'insertion d'un muscle est égal à la longueur de substance contractile qu'il doit avoir

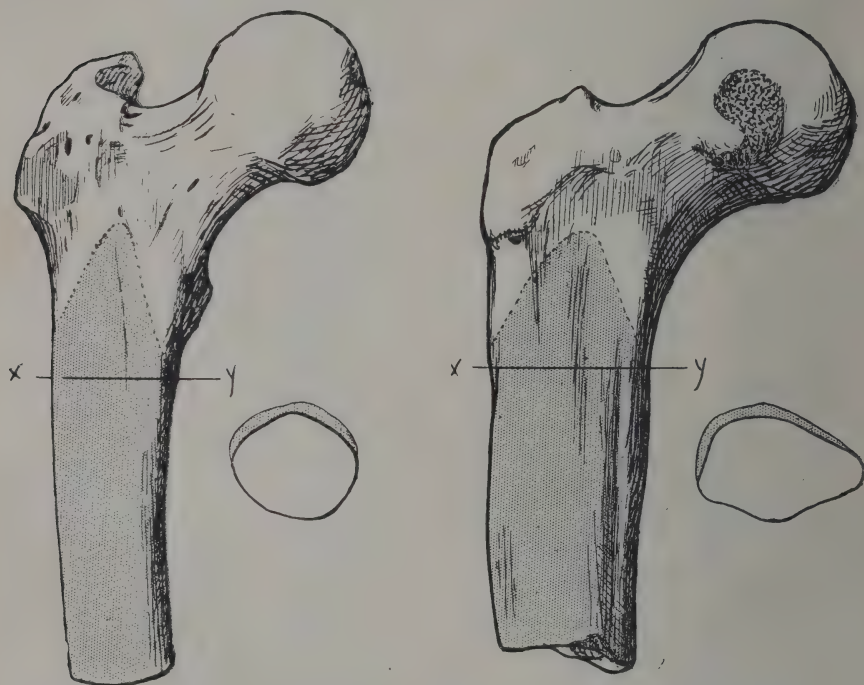


Fig. 141. — Extrémités proximales de fémurs droits humains vues par leur face antérieure. A gauche, fémur normal. A droite, fémur platymérique. A droite de chacun des os sont représentées leurs sections transversales suivant $x. y$. La surface d'insertion et la coupe du muscle crural sont représentées en grisé.
 $\frac{1}{2}$ de G. N.

pour l'accomplissement d'un mouvement d'amplitude donnée, les surfaces d'insertion sont planes.

Si l'écartement des axes osseux est trop considérable,

difications craniennes consécutives à l'ablation d'un crotaphyte chez le Chien et considérations sur le rôle morphogénétique de ce muscle. *Bull. et Mém. Soc. Anthropologie de Paris*, 5 février 1903.

nous avons vu qu'il existe un tendon. S'il n'est pas assez considérable au contraire et que le mouvement doive cependant conserver son amplitude, l'os présente une cavité au fond de laquelle le muscle s'insère, et, certains os se trouvent ainsi amincis à un tel degré, ou pour parler plus exactement, la place qui leur est laissée est devenue tellement réduite, qu'ils se présentent sous l'aspect de lames minces ainsi que le fait l'omoplate des Mammifères en général au niveau de la fosse sous-épineuse, ainsi que le fait également l'ilion des Primates dits supérieurs qui, chez certains Anthropoïdes, arrive même à une minceur extrême (voir fig. 109).

Pour expliquer les dépressions osseuses il n'est donc point utile de faire intervenir cette action obscure de la phagocytose; et

comment pourrait-on rendre compte, si on l'admettait, de la présence encore persistante d'un os comme l'omoplate entouré de toutes parts de fibres musculaires s'y insérant? On m'objectera peut-être que certains muscles qui s'insèrent au fond de dépressions se continuent par des tendons à leur autre extrémité. Mais c'est alors que la présence de ces tendons là précisément où ils se trouvent est conditionnée par des facteurs d'une puissance extrême, par exemple la compression.

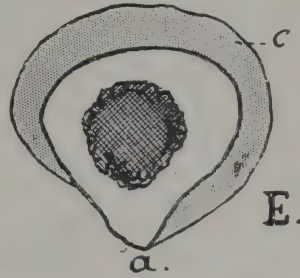


Fig. 112. — Coupe transversale de fémur humain dans la région moyenne. — c., Muscle crural en grisé. — a., Ligne àpre. — E., Face externe.

β. — *Le déterminisme des saillies osseuses.*

On sait que lorsqu'un muscle augmente de puissance son volume transversal augmente également. Dans beaucoup

de cas le volume transversal maximum correspond à l'une des insertions. Cette insertion s'étend alors et, si elle dépasse les limites de l'os, ce dernier se prolonge le plus souvent sous forme d'une crête due à l'extension d'abord, à l'ossification ensuite, d'une aponévrose fibreuse préexistante se trouvant immobilisée.

L. Manouvrier a expliqué comment l'arête coupante postérieure des tibias humains platycnémiques naissait sous l'influence de l'extension des insertions du tibial postérieur, cette cause étant à l'origine même de la platycnémie; il a expliqué aussi comment la crête pilastrique des fémurs humains où elle est très développée résulte de l'extension des insertions du muscle crural et, non pas de la traction des adducteurs qui s'y insèrent², comme l'a récemment encore soutenu J. Holtby³.

On peut expliquer de la même façon la genèse des crêtes craniennes de nombreux Mammifères du groupe des Carnassiers, des Singes (le Gorille par exemple), des Marsupiaux (Sarigue), des Insectivores (Tenrecs) (voir fig. 38), etc., du bréchet sternal des Oiseaux et des Chéiroptères, de la crête tibiale antérieure des Mammifères sauteurs (Kangaroo, Pedetes, Tarsier, Macroscelides, etc... etc...) sur lesquelles, au surplus, aucun muscle ne s'insère.

Le système des crêtes craniennes en Y (crête sagittale et crête occipito-pariétale) dont on peut suivre le développement progressif depuis la naissance jusqu'à l'âge adulte

1. L. Manouvrier : Mémoire sur la Platycnémie chez l'Homme et les Anthropoïdes. *Mém. Soc. d'Anthropologie de Paris*, 2^e série, t. III, 1887.

Id. : Remarques sur les changements de forme des os et en particulier sur la Platycnémie. *Arch. de Physiologie normale et pathologique*, 1896.

2. L. Manouvrier : Etudes sur les variations morphologiques du corps du fémur dans l'espèce humaine. *Bull. Soc. d'Anthropologie de Paris*, 1893.

3. *Journal of Anatomy*, 1918.



Fig. 113. — Jambe gauche de Kangaroo géant (*Macropus giganteus* Zim.), vue par la face externe (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1883-863). Pour montrer l'insertion au tibia du muscle jambier antérieur. — *c. t.*, Crête tibiale antérieure. Le pied est en flexion forcée sur la jambe. $\frac{1}{2}$ de G. N.

est en rapport avec l'extension des muscles crotaphytes et des muscles nuchaux. Il n'est en somme que le résultat de l'ossification des aponévroses immobilisées par l'action anta-

goniste des muscles auxquels elles donnent attache de part et d'autre.

Le bréchet sternal des Oiseaux et des Chéiroptères se produit suivant un processus analogue sous l'influence du développement des muscles pectoraux qui jouent, comme l'on sait, dans l'exercice du vol un rôle si important.

La crête tibiale antérieure des Mammifères sauteurs est enfin le résultat d'une action semblable de la part du muscle tibial antérieur qui acquiert dans l'adaptation

au saut un volume considérable¹ (voir fig. 113 et 114).

Lorsque les saillies donnent insertion à des muscles ce n'est qu'exceptionnellement, semble-t-il, que l'on puisse admettre que ce soient ces muscles eux-mêmes qui les aient déterminées.

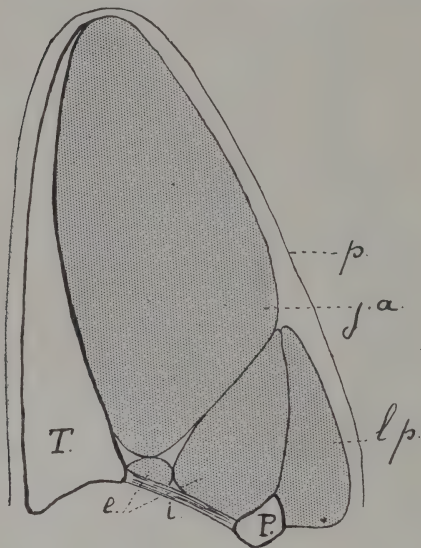


Fig. 114. — Coupe transversale de la jambe du *Macroscelides Rozeti* Wagner. (Insectivore sauteur) (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 4909-114). — T., Tibia. — P., Péroné — J. a., Jambier antérieur. — e., Extenseurs. — l. p., Long péronier. — i., Ligament interosseux. — p., Peau. — D'après H. V. VALLOIS. Grossi 15 fois.

1. Voir à ce sujet : H.-V. Vallois : Considérations sur la forme et la section transversale du Tibia chez les Lemuriens, les Singes et l'Homme. *Bull. et Mém. Soc. Anthropologie de Paris*, 3 oct. 1912. (Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle.)

Lorsque les choses paraissent se passer ainsi, il ne semble pas que ce soit par le fait d'une traction véritable, mais bien plutôt par celui de l'ossification d'un tendon existant.

Ce qui tendrait à le faire admettre c'est que les apophyses se voient surtout au niveau des insertions tendineuses.

De plus, elles suivent généralement la direction des tendons, telle l'apophyse coronoïde de la mâchoire.

Mais pour qu'un tendon détermine, en s'ossifiant, la présence d'une apophyse, il faut nécessairement, on le comprendra, que sa direction par rapport à l'axe osseux ne subisse pas au cours de l'exercice du mouvement de changements importants. Aussi, ne voit-on guère exister sur les os des apophyses longues et grêles, et lorsqu'il en existe elles procèdent d'un tout autre mécanisme que celui de l'ossification d'un tendon musculaire. Chez le Rhinocéros par exemple,

j'ai vu une apophyse longue et grêle partir du grand trochanter et faire face à une autre apophyse semblable partant du troisième trochanter. Ces apophyses ne représentent nullement des ossifications de tendons car aux points dont elles partent aucun muscle ne s'insère. Elles indi-

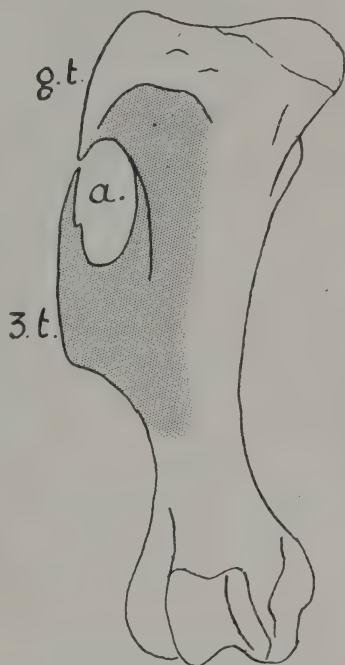


Fig. 115. — Fémur droit de *Rhinoceros unicornis* L. *g. t.*, Grand trochanter, et, *3. t.*, troisième trochanter, avec leurs apophyses longues et épineuses circonscrivant une fenêtre (*a.*) fermée par une aponévrose. La surface d'insertion du muscle vaste externe est indiquée en gris; elle s'étend sur l'aponévrose située en *a.*



Fig. 146. — Région externe de la jambe gauche d'une Grue couronnée (*Balearica pavonina* L.) (Coll. Anat., comp. Mus. Hist. nat., n° 1902-270). Pour montrer l'ossification des tendons des muscles. Ces tendons ossifiés sur lesquels s'insèrent les fibres musculaires *m.*, se terminent en *α*, et sont reliés aux pièces squelettiques par de simples tendons. $\frac{1}{2}$ de G. N.

quent seulement une extension considérable de la surface d'insertion du vaste externe, la formation en cours d'une crête analogue à celle qui existe par exemple en avant d'un tibia où s'insère un muscle tibial antérieur très développé; mais, au fémur du Rhinocéros, cette crête est incomplète et présente une large fenêtre que ferme un rideau aponévrotique (voir fig. 115).

Les tendons qui s'ossifient dans l'extrême vieillesse des Mammifères et des Oiseaux et qui constituent de longs stylets osseux ne font jamais, semble-t-il, en raison de cette circonstance corps avec l'os même sur lequel ils s'insèrent; entre l'os et l'aiguille osseuse reste toujours un petit segment tendineux qui ne s'ossifie jamais complètement.

Enfin, il n'est pas niable qu'une saillie osseuse puisse marquer la place, être le vestige d'un élément d'origine ancienne presque totalement disparu chez l'animal envisagé et soudé à une autre pièce osseuse dont elle ne semble plus constituer qu'un accident. Tels sont par exemple le tubercule bicipital et l'apophyse coracoïde de l'omoplate des Mammifères euthériens. Ces deux saillies prennent d'ailleurs sous l'influence des muscles auxquelles elles donnent insertion un développement souvent hors de rapport avec leur caractère d'organes vestigiaires; et la direction que la seconde affecte chez l'Homme par exemple est en rapport aussi avec la direction de la traction des muscles auxquels elle donne attache.

§ 4. — APERÇU SUR LA MORPHOGÉNIE DES SURFACES ARTICULAIRES

C'est le mouvement lui-même qui détermine la présence et la forme des articulations.

On sait que, chez l'Homme, par le fait d'une disposition assez spéciale dans le groupe des Mammifères¹, le premier arc costal se distingue des suivants en raison de ce que sa portion cartilagineuse ou sternocôte, au lieu de s'unir au sternum par l'intermédiaire d'une articulation cavitaire, est en continuité de substance avec lui.

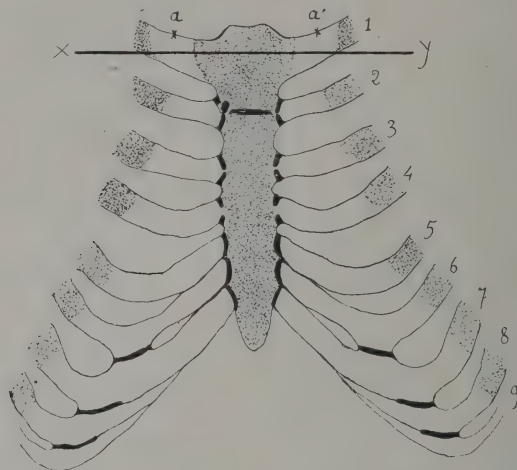


Fig. 117. — Squelette de la région thoracique antérieure chez l'Homme. — 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, arcs costaux. — *x. y.*, Ligne parallèle à l'axe de rotation du sternum au moment de l'inspiration. — *a* et *a'* lieu d'élection de l'articulation intrachondrale de la 1^{re} sternocôte. (*Bull. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris*).

Au moment de l'inspiration, le thorax augmentant de dimensions, aussi bien dans le sens transversal que dans le sens antéro-postérieur, le sternum se soulève semblant en quelque sorte tourner autour d'un axe situé quelque part au voisinage de sa région supérieure parallèlement à sa fourchette; nécessairement, à ce moment, les articulations chondro-sternales des 2^e, 3^e, 4^e, 5^e, 6^e, et 7^e côtes qui, elles,

1. R. Anthony : Une adaptation du thorax des vieillards aux fonctions respiratoires. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris* 1905.

sont des articulations cavitaires, entrent en jeu. Le mouvement de rotation du sternum ne peut se réaliser que par l'un des deux procédés suivants : le jeu de l'articulation manubrio-mésosternale, ou la torsion de la première sternocôte cartilagineuse. En réalité, chez les sujets encore

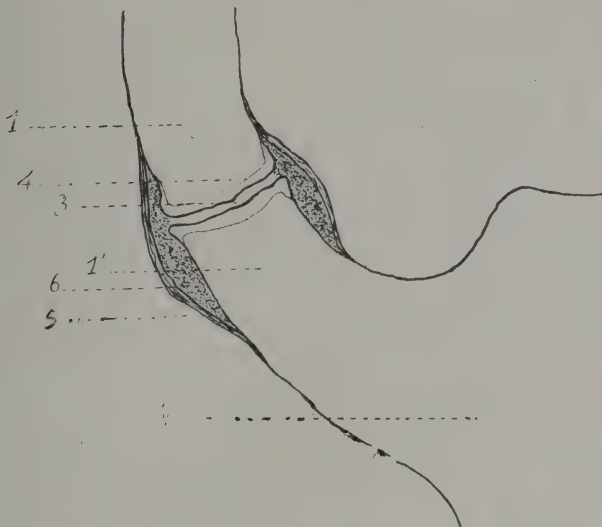


Fig. 118. — Disposition schématique de l'articulation intrachondrale de la 1^{re} sternocôte résultant, chez les vieillards, de l'ossification progressive du 1^{er} arc costal. — 1 et 1', Premier arc costal. — 2., Manubrium sterni. — 3., Cavité articulaire. — 4., Cartilage articulaire. — 5., Capsule articulaire. — 6., Magma intra-articulaire provenant de la destruction du cartilage. (*Bull. et Mém. de la Société d'Anthropologie de Paris.*)

jeunes, les deux mécanismes doivent intervenir : l'articulation manubrio-mésosternale ne permettant que des mouvements de très faible amplitude, il est nécessaire qu'une légère torsion du premier arc costal cartilagineux se produise. A mesure que le sujet avance en âge, l'articulation manubrio-mésosternale s'ankylose et le sternum se transforme alors en une plaque rigide de la première à la septième côte.

Pour qu'il puisse effectuer néanmoins son mouvement de bascule indispensable à l'inspiration, il est nécessaire que la torsion du premier cartilage costal augmente sensiblement d'amplitude. Or, avec l'âge, l'ossification envahit précisément les cartilages costaux. Cet envahissement progressif se fait pour la première sternocôte à partir d'une part du sternum et d'autre part de la côte proprement dite, de telle sorte que la longueur de cartilage où peut s'effectuer la torsion diminue de plus en plus. Il résulte de cette condition une augmentation encore de l'amplitude du mouvement de torsion. Lorsque l'espace où ce dernier peut se produire est devenu par trop restreint une néarthrose cavi-taire finit par se constituer au milieu de la sternocôte. Cette articulation néoformée est l'apanage exclusif de la vieillesse. C'est l'augmentation progressive du mouvement de torsion en rapport avec les conditions indiquées qui en provoque la formation. A partir de soixante ans, on la trouverait, d'après mes chiffres, dans 36 p. 100 des cas, et, avant soixante ans je ne l'ai jamais rencontrée.

D'autres faits devenus classiques montrent bien aussi que la constitution des articulations résulte du fonctionnement : dans les luxations anciennes le cartilage d'encroûtement disparaît aux points qui ne frottent plus pour apparaître au contraire là où des contacts et des frottements anormaux se sont établis. Une articulation longtemps immobilisée s'ankylose peu à peu.

Lorsque dans une même articulation on examine comparativement les deux surfaces articulaires en contact, on remarque que, suivant les cas, ces surfaces sont très inégales ou se rapprochent au contraire sensiblement de l'égalité. Dans le premier cas l'articulation correspond à des mouve-

ments amples (diarthrose), dans le second elle correspond à des mouvements de très faible amplitude, à de simples mouvements de glissement (arthrodie). L'amplitude du mouvement d'une articulation dans un certain sens peut donc être mesurée par la différence d'étendue, suivant ce même sens, des surfaces en contact.

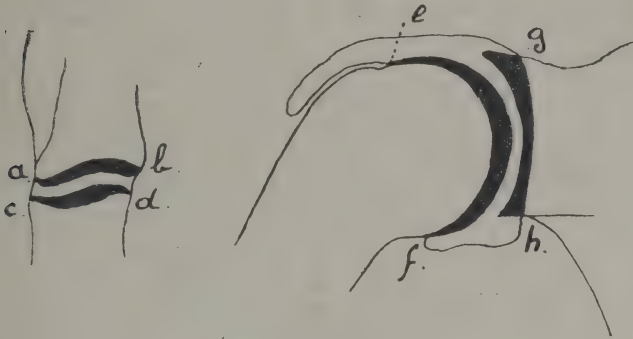


Fig. 119. — Schéma destiné à faire comprendre la différence entre une arthrodie (exemple : articulation calcanéo-cuboidienne de l'homme) à gauche, et une diarthrose (exemple : articulation scapulo-humérale de l'homme) à droite. Les surfaces encroutées de cartilage sont représentées en noir. Dans l'articulation scapulo-humérale, et, pour ne pas compliquer le schéma, il a été fait abstraction du tendon du long chef du biceps qui pénètre à l'intérieur de la cavité articulaire.

$a. b. = c. d.$ (arthrodie).

$e. f. > g. h.$ (diarthrose).

Le membre postérieur du cheval offre des exemples caractéristiques de l'un et l'autre type d'articulation. Dans l'articulation tibio-tarsienne par exemple la différence d'étendue des surfaces astragaliennes d'une part et tibiales de l'autre est considérable; c'est une articulation de grande amplitude. Dans les articulations inter-tarsiennes et tarso-métatarsiennes les surfaces en contact sont à peu près de même étendue; ce sont de simples articulations de glissement.

Il semble bien que ce soit l'amplitude des mouvements

qui règle l'étendue des surfaces articulaires. A. Thomson¹ et Ch. Havelock² dont les observations ont été reprises par F. Regnault³ ont fait remarquer que chez certains peuples, chez les Hindous notamment, l'habitude de rester longtemps en position accroupie et par conséquent de maintenir en flexion forcée le pied sur la jambe, la jambe sur la cuisse, et, la cuisse sur le bassin provoquait : 1° une extension particulière en avant de la surface articulaire supérieure de l'astragale qui empiète d'une façon inaccoutumée sur le col. A cette disposition correspond sur la face antérieure du tibia une facette articulaire supplémentaire ; 2° une extension du même genre aux faces postérieures du tibia et du fémur des surfaces articulaires du genou ; 3° enfin à l'extrémité supérieure du fémur une extension en avant de la surface articulaire de la tête, ce à quoi correspond une petite facette articulaire supplémentaire sur le bord antérieur du sourcil cotyloïdien.

Inversement, lorsque les mouvements diminuent d'amplitude les diarthroses tendent à se transformer en arthrodies, et, lorsqu'ils tendent à disparaître, toute articulation tend à disparaître aussi.

Joly⁴ a soutenu que l'éparvin des chevaux, c'est-à-dire la

1. A. Thomson : *Journal of Anatomy and Physiology*, t. XXIII.

2. Ch. Havelock : *Journal of Anatomy and Physiology*, 1893.

3. F. Regnault : Formes des surfaces articulaires des membres inférieurs. *Bull. et Mém. Soc. d'Anthropologie de Paris*, 17 nov. 1898.

4. Joly : De la solipédisation des Equidés dans les temps actuels. — Toulouse 1898. — Sur la solipédisation des Equidés dans les temps actuels. *Bull. Soc. centrale. Méd. Vétérinaire*, 14 avril 1898. — Voir aussi *C. R. Acad. Sciences*, 31 mai 1898.

Joly note d'une part que les Chevaux adultes de Solutré avaient tous d'après Toussaint (Toussaint : *C. R. Assoc. française pour l'avancement des Sciences*, 1873 et *Recueil de Médecine vétérinaire*, 1873) les stylets métacarpiens indépendants du métacarpien principal (métacarpien III), alors qu'ils se synostosent normalement avec lui chez les Chevaux actuels à partir d'un certain âge, et, d'autre part, que, même dans les temps historiques, on assiste à une soudure progressive

soudure des éléments tarsiens, le suros qui consiste en une soudure intermétatarsienne constituent la manifestation d'un processus d'évolution normal chez les Equidés et qui tend à transformer leurs extrémités postérieures en une

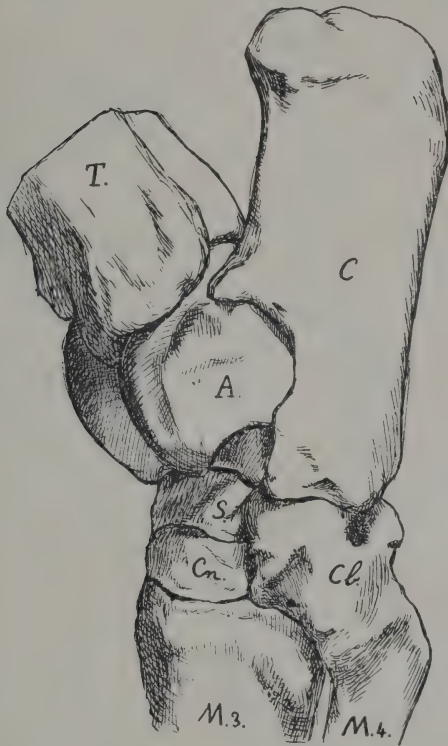


Fig. 120. — Tarse gauche de Cheval (vue externe) avec une synostose (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat. — Pièce justificative du mémoire de Joly). — T., Tibia. — C., Calcaneum. — A., Astragale. — S., Scaphoïde. — Cb., Cuboïde. — Cn., 3^e Cunéiforme. — M. 3., Métatarsien 3. — M. 4., Métatarsien 4. — Synostose du Cuboïde et du métatarsien 4.

tige rigide, solide et résistante, les mouvements du pied se localisant tous dans l'articulation tibio-astragalienne.

des divers éléments tarsiens chez les Chevaux. Enfin l'éparvin et le suros seraient surtout fréquents chez les animaux directement ou indirectement issus des chevaux de course purs sangs anglais.

Le même processus se manifeste, sans pouvoir, semble-t-il, se rattacher à une cause pathologique accidentelle, aux extrémités des arboricoles suspendus. J'ai montré¹

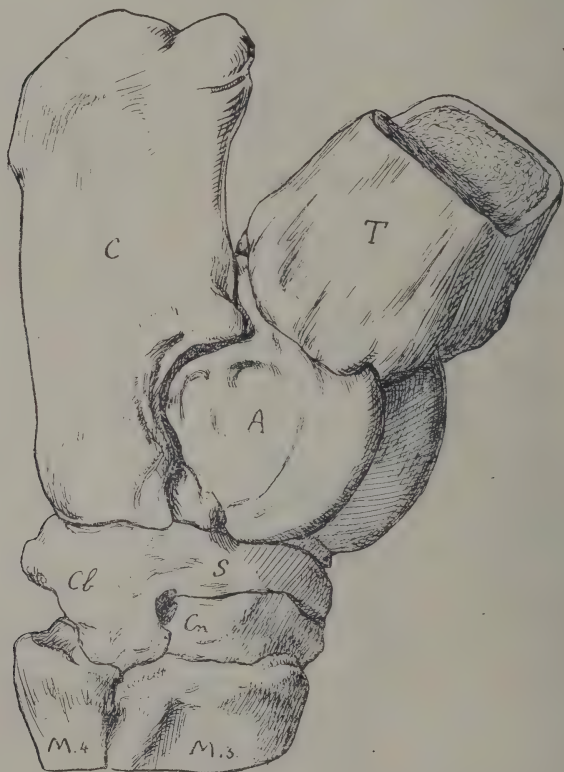


Fig. 121. — Tarse droit de Cheval (vue externe) avec une synostose (Coll. Anat. comp. du Mus. d'Hist. nat. — Pièce justificative du Mémoire de Joly). Même légende qu'à la figure 120. Synostose du cuboïde et du scaphoïde.

que chez le *Bradypus* et l'*Hemibradypus* spécialisés dans ce mode de vie et dont les extrémités sont assimilables à

1. R. Anthony : Recherches anatomiques sur les Bradypes arboricoles. Le squelette du Paresseux à collier ; ses rapports morphologiques avec celui des autres Bradypes. *Ann. des Sciences naturelles. Zoologie.* 1909.

des sortes de crochets permanents, les articulations transverses des rayons s'ankylosent toutes de très bonne heure, sauf celle qui sépare la phalange unguéale de la deuxième phalange; cette dernière, devenant ainsi le siège de tous les mouvements de flexion de l'extrémité, prend au contraire par compensation les caractères des articulations à mouvements de très grande amplitude.

M. de Fénis¹ a vu de même aux extrémités postérieures de certaines Chauves-souris du groupe des Rhinolophes (*Phylorhininae*) une synostose de la première et de la deuxième phalange.

Dans ces deux cas la disparition des articulations transverses des extrémités est corrélative du développement des griffes.

Il semble que parfois aussi, et quand le mouvement ne disparaît pas complètement, la



Fig. 122. — Pied droit de *Bradypus tridactylus* L. adulte (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat., n° 1911-88). Face plantaire. Pour montrer la synostose des articulations. L'astragale (a) est libre sur le calcaneum (e); mais le calcaneum est en voie de synostose avec le massif tarsien déjà complètement synostosé aux métatarsiens (m) lesquels sont soudés entre eux, soudés aussi aux premières phalanges lesquelles le sont enfin aux deuxièmes. Tous les mouvements du pied sont donc localisés à l'articulation de l'astragale avec le calcaneum et à celles des deuxièmes phalanges avec les phalanges unguéales. — 1. 2. 3. 4. 5. rayons. — α., α. portions du calcaneum encore cartilagineuses, G. N.

1. F. de Fénis : Le membre pelvien des Chéiroptères, ses caractères d'adaptation à la suspension. Th. Doct. ès Sciences, Paris 1919. (Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle.)

disparition des articulations cavitaires puisse se faire suivant un mode moins rapide, se transformant simplement en amphiarthroses; les os se trouvent liés alors par un tissu de nature fibro-cartilagineuse lequel peut être considéré comme réalisant une sorte de passage entre le cartilage et le tissu conjonctif et dont les caractères spéciaux résultent sans doute de son accommodation à des fonctions spéciales.

En résumé, ce qui définit et caractérise fondamentalement une articulation c'est le cartilage qui recouvre les surfaces osseuses en contact; et, comme nous l'avons vu¹, le cartilage est conditionné par le mouvement².

On sait d'ailleurs (Morel et Duval, Poirier) que l'épaisseur des cartilages d'encroûtement articulaire est toujours la plus grande là où sont plus accentués la pression et le frottement.

La forme des surfaces articulaires est avant tout régie par le sens et la nature des mouvements dont l'articulation est le siège. Ainsi, lorsque une articulation est simplement le siège de faibles mouvements de glissement (arthrodies), les surfaces articulaires sont sensiblement planes; tel est le cas des articulations intertarsiennes transversales des animaux marcheurs (cet aspect est particulièrement net dans le pied de l'Homme, type de plantigrade, et dans celui du Cheval, type d'onguligrade). Ce caractère de la forme aplatie des surfaces articulaires est toujours, comme on l'a vu, accompagné d'une égalité sensible des deux surfaces en contact qui traduit la faible amplitude des mouvements les-

1. Voir pages 312 et suivantes.

2. Voir au sujet du déterminisme des cartilages articulaires : A. Cannieu et Laffite-Dupont : Des cartilages et fibro-cartilages articulaires. *Annales de Médecine et de Chirurgie de Bordeaux*, 1899.

quels ne s'exercent en somme qu'en raison de la laxité ligamentaire.

L'articulation en trochlée, comme la tibio-astragalienne, répond à des mouvements d'extension et de flexion dans un seul sens.

L'énarthrose, c'est-à-dire l'articulation où il y a d'un côté une surface plus ou moins sphérique et de l'autre une cupule comme la coxo-fémorale, correspond à des mouvements de rotation dans des sens différents et dont l'amplitude est mesurée par la différence des deux surfaces.

Les surfaces articulaires trochléennes, c'est-à-dire celles qui correspondent à un mouvement dans un seul sens (flexion et extension) présentent cette particularité : leur rayon de courbure mesuré suivant le plan où s'exercent leurs mouvements ¹ croît dans un sens ou dans l'autre, et, la différence des rayons de courbure est d'autant plus grande que l'articulation est plus typiquement trochléenne, qu'elle tend moins à l'énarthrose.

E. Bugnion ², en 1901, a mis en évidence cette disposition morphologique dans l'articulation de l'épaule du Cheval, et a montré que le rayon de courbure de la surface articulaire humérale croissait en effet d'arrière en avant.

Partout où le membre thoracique joue un rôle exclusivement locomoteur, l'articulation de l'épaule est construite sur ce type (voir fig. 123). Mais, la disposition tend à s'atténuer, c'est-à-dire que la trochlée tend à se transformer

1. Nous avons vu précédemment que les articulations trochléennes sont souvent en pas de vis (voir page 242 et suivantes) et que leur mouvement ne se fait pas par conséquent dans un plan. La question de cette disposition est toute autre que celle de la disposition dont il est maintenant traité. Pour la commodité de l'exposé nous nous exprimerons ici comme si les mouvements des articulations trochléennes se produisaient dans un plan.

2. E. Bugnion : L'articulation de l'épaule chez les animaux et chez l'Homme. *C. R. de l'Assoc. des Anatomistes*, Lyon 1901.

en énarthrose, à mesure que le membre antérieur devient de plus en plus libre et s'adapte à des fonctions plus variées, en d'autres termes que les mouvements de rotation, d'adduction et d'abduction s'établissent, s'associant à la flexion et à l'extension. Chez l'homme, on constate encore à vrai dire que le rayon de courbure de la surface articulaire

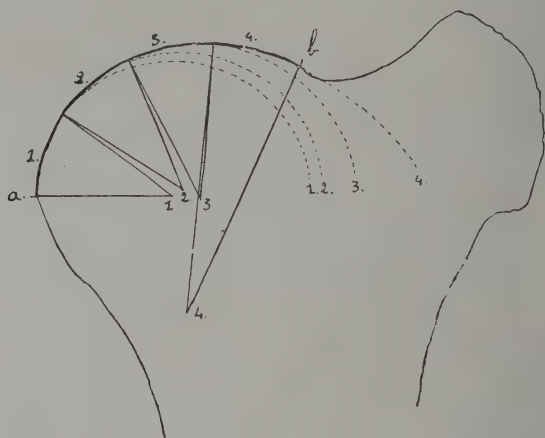


Fig. 123. — Coupe d'humérus gauche de Chameau, suivant le grand axe de la surface articulaire proximale. La surface articulaire qui s'étend de *a* à *b* a été divisée en quatre segments désignés ainsi que les centres des circonférences (traits pointillés) dont ils font partie par les chiffres 1, 2, 3, 4. Cette figure est destinée à montrer l'allongement du rayon de courbure de la surface articulaire de *a* à *b*.

humérale croît d'arrière en avant, mais cette croissance est beaucoup moins rapide que chez le Cheval, le Chameau, le Bœuf, le Porc, etc... L'articulation scapulo-humérale de l'Homme, tout en tendant infiniment à l'énarthrose, présente cependant encore quelques vestiges d'une adaptation locomotrice ancienne du membre antérieur et de la main. Autrement dit, elle n'est point encore une énarthrose parfaite

L'articulation tibio-tarsienne du Cheval dont l'étude spéciale serait à faire offre la même particularité que son

articulation scapulo-humérale mais avec une beaucoup plus



Fig. 124. — Le passage morphologique de la tête humérale à la sphéricité à mesure que le membre antérieur devient de plus en plus libre. — De gauche à droite : Cheval (Coll. Anat., comp. du Mus d'Hist. nat., n° 1903-315). — Ours (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat., n° 1884-386). — Gorille (Coll. Anat., comp. du Mus. d'Hist. nat., n° 1903-108).

grande complexité, puisque les silhouettes des deux crêtes de la mortaise astragaliennne ne se superposent pas.

Pour essayer d'expliquer cette forme articulaire spéciale des articulations trochléennes, il convient d'observer que dans l'articulation de l'épaule, chez le Cheval par exemple, les rayons les plus courts sont ceux qui correspondent au début du mouvement d'extension. De l'accroissement du rayon de courbure, à mesure que le mouvement se poursuit, résulte, comme l'a remarqué Bugnion¹, une augmentation progressive du bras de levier c'est-à-dire une augmentation de puissance. Cette augmentation de puissance compense la perte de force que tout muscle subit au fur et à mesure qu'il se contracte.

J'ajouterai que cette accommodation remarquable peut tout à fait se comparer à celle que réalise l'emploi de la fusée en horlogerie. Berthoud, un horloger célèbre du XVIII^e siècle en explique ainsi le mode d'action : « La fusée est une sorte de petit cône tronqué portant une rainure hélicoïdale allant de la base élargie au sommet rétréci. Cette rainure sert à recevoir une petite chaîne qui est attachée au barillet dans lequel est enfermé le ressort. Lorsqu'on remonte l'horloge, la chaîne qui entoure le barillet s'enroule autour de la fusée et le ressort se bande. Lorsque, livré à lui-même le ressort commence à se débander, il agit avec sa plus grande force sur le petit diamètre de la fusée qui par les dents de son pourtour communique le mouvement aux rouages. Mais, à mesure que le mouvement en se déroulant perd de sa force, le diamètre de la fusée allant en augmentant le ressort agissant sur un levier de plus en plus grand, à moins d'efforts à faire. De telle sorte que l'effort et la résistance se trouvant sans cesse proportionnels, les rouages reçoivent une impulsion toujours égale ».

1. E. Bugnion : *Loco citato*.

Mais cette disposition, avantageuse pour le mouvement dans un sens devient désavantageuse pour le mouvement en sens contraire. Autant qu'on peut s'en rendre compte en l'absence de travaux suffisants sur cette question importante, il semble que le rayon de courbure s'allonge de plus en plus dans le sens du mouvement le plus fréquent, le plus souvent répété dans les actes habituels de la vie, le plus important au point de vue physiologique général.

Tout se passe comme si, au cours de la contraction des muscles d'un plus fréquent usage, les os prenaient naturellement les positions et les contacts les plus convenables à l'accomplissement du mouvement ; et, il en résulterait le modelage définitif qu'on constate dans les surfaces articulaires.

Dans un autre ordre d'idées, R. Fick¹, reprenant les idées de L. Fick² qui le premier avait dit que les surfaces articulaires sont modelées par les mouvements, a essayé de préciser les facteurs qui, dans une articulation, à une extrémité ou à l'autre, déterminent la concavité ou la convexité de la surface. Et il s'est livré dans ce but à des expériences qui méritent d'être rappelées. Deux bâtons garnis chacun à l'une de leurs extrémités d'une masse susceptible de s'user facilement par le frottement (par exemple mélange de plâtre et de pierre ponce) sont assemblés comme le montre la figure 125, et maintenus en connexion par un manchon de caoutchouc qui remplace la capsule articulaire. Deux fils

1. Voir R. Fick : *Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke berücksichtigung der bewegenden Muskeln*. Iena. 1911.

2. L. Fick : *Ueber die Ursachen der Knochenformen. Experimental Untersuchung*. Göttingen 1859. L. Fick pensait que des deux os en contact celui dont la croissance est la plus rapide est convexe et celui dont la croissance est la moins rapide devient concave.

attachés sur l'un des bâtons près de cette articulation artificielle passent sur de petites poulies fixées au contraire sur l'autre bâton loin de l'articulation.

En actionnant alternativement les deux fils, on produit peu à peu une usure des extrémités articulaires, et, au bout de quelque temps, on constate que l'extrémité qui correspond au point d'attache du fil situé au voisinage de l'articulation se creuse, c'est-à-dire devient concave, alors que l'autre extrémité devient convexe (voir fig. 125).

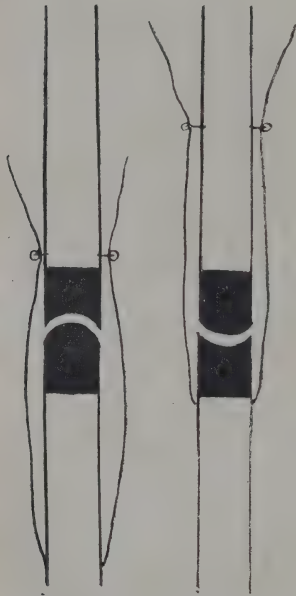


Fig. 125. — Schéma destiné à faire comprendre les expériences de Fick (imité de A. Roud).

Ces expériences de R. Fick tendent à montrer qu'il existe une relation entre la longueur des bras de levier des muscles, et, d'autre part la forme des surfaces articulaires qui seraient concaves du côté du rayon osseux où les muscles s'insèrent près de l'articulation, et, convexes du côté du rayon où l'insertion des muscles est éloignée de l'articulation. Si l'on varie d'ailleurs¹ les conditions de l'expérience et qu'on fixe les fils sur l'un des bâtons loin de l'articulation et, la poulie près de l'articulation au contraire, sur l'autre, on constate que c'est de ce dernier côté que la surface articulaire est concave.

Quoi qu'il en soit, j'estime avec Roud² que, étant donnée

1. Voir A. Roud : *Mécanisme des articulations et des muscles de l'Homme*. Paris-Lausanne, 1913.

2. Roud : *Loco citato*.

la grande complexité des appareils de mouvement chez les vertébrés, il est impossible de trouver dans l'économie de quelqu'un d'entre eux des exemples nets et caractéristiques d'une application des conclusions qu'impliquent les expériences de Fick. A la plupart des articulations en effet correspondent des muscles s'insérant à leur voisinage sur l'un et l'autre des rayons osseux¹. La forme des surfaces articulaires est fonction d'un grand nombre de facteurs complexes qu'il faut analyser et déterminer dans chaque cas particulier.

La question du mécanisme de formation des ménisques intra-articulaires, celle du déterminisme de leur aspect morphologique qui varie assez largement suivant les différents types ont jusqu'ici été peu étudiées. R. Fick², W. Roux³ et G. Tornier⁴ dont sont bien connus les travaux sur la morphogénie articulaire ne s'en sont pas préoccupés. Elles ont été étudiées en ces dernières années, par trois

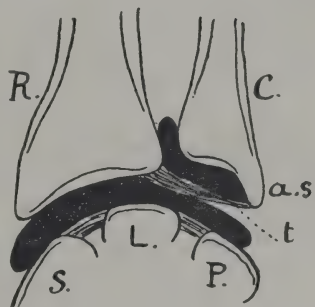


Fig. 126. — Articulation radio-carpienne droite de l'Homme (schéma). — R., Radius. — C., Cubitus. — a. s., Apophyse styloïde du cubitus. — S., Scaphoïde. — L., Semi-lunaire. — P., Pyramidal. — t., Ligament triangulaire. Les synoviales sont indiquées en noir.

1. Voir également au sujet de la morphogénie articulaire : G. Tornier : Das Entstehen der Gelenkformen. *Arch. f. Entwicklungsm. der Organismen*. Bd. I. Heft 2. 1895.

Voir également E.-D. Cope : The primary factors of organic Evolution Chicago 1904, chap. VI, où se trouve un excellent exposé de la question. On y trouve notamment l'explication bien connue du mécanisme de formation des articulations en mortaise (tibio-tarsienne du Cheval).

2. R. Fick : *Loco citato*.

3. W. Roux : *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen*. Leipzig, 1895.

4. G. Tornier : *Loco citato*.

anatomistes français, E. Retterer¹, H. Vallois² et surtout F. de Fenis³.

Il existe chez l'Homme trois articulations pourvues de ménisques ; celle du genou, la temporo-maxillaire et la sterno-claviculaire. Il semble qu'on puisse encore considérer comme telle, et tout au moins partiellement, l'articulation radio-carpienne, le ligament triangulaire qui va du bord interne de la cavité sigmoïde du radius à l'apophyse styloïde du cubitus jouant véritablement le rôle d'un ménisque entre le cubitus d'une part et le pyramidal et le semi-lunaire d'autre part.

F. de Fenis estime que la formation d'un ménisque est liée à « l'existence, dans une articulation, de mouvements de glissement associés à une pression d'une certaine intensité ». La forme des surfaces articulaires en présence ne conditionnerait nullement la formation d'un ménisque.

Ces conclusions sont en premier lieu basées sur des recherches anatomiques étendues ; l'auteur signale notam-

1. E. Retterer : Des ménisques intra-articulaires du genou du Cobaye et du Rat. (*C.R. de la Soc. de Biologie*, 14 janvier 1905.)

Id. : Des ménisques inter-articulaires du genou du Lapin et de la transformation du tissu fibreux en cartilage à trame spongieuse et cartilagineuse. (*Ibid.* 21 janvier 1905.)

Id. : De la structure des ménisques inter-articulaires du genou de quelques grands Mammifères. (*Ibid.*, 4 février 1905.)

Id. : De la forme des fibro-cartilages inter-articulaires du genou du Chimpanzé. (*Ibid.*, 18 mars 1905.)

Id. : De la forme des fibro-cartilages inter-articulaires du genou des Oiseaux. (*Ibid.*, 2 notes, avril 1905.)

Id. : Des fibro-cartilages inter-articulaires du genou de quelques Singes et de l'Écureuil. (*Ibid.*, 14 octobre 1905.)

Id. : De la forme et des connexions que présentent les fibro-cartilages du genou chez quelques Singes d'Afrique. (*Ibid.*, 20 juillet 1907.)

2. H. Vallois : Etude anatomique de l'articulation du genou chez les Primates. Thèse pour le Doctorat en médecine, Montpellier, 1914. (*Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle.*)

3. F. de Fenis : Note sur la formation et la disparition des ménisques intra-articulaires du genou. *Bull. et Mém. Soc. d'Anthropologie* de Paris, 7 nov. 1918. (*Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'Histoire naturelle.*)

ment que chez les Chauves-souris dont les membres postérieurs sont adaptés, comme l'on sait, à l'arboricolisme par suspension¹, et dont les plateaux tibiaux ne subissent par conséquent, dans les conditions de l'attitude normale, aucune pression transmise par les condyles du fémur, on assiste à la disparition des ménisques intra-articulaires du genou. J'ajouterai qu'en examinant ses tableaux, on constate que les ménisques réduits, mais toujours existants, sauf des exceptions relativement peu nombreuses chez les Microchéiroptères, sont par contre toujours absents chez les Mégachéiroptères où la distension de l'articulation du genou doit en raison du poids même de l'animal être plus grande pendant la suspension que chez les Microchéiroptères.



Fig. 127. — Formation para-sternale de l'articulation sterno-claviculaire du Rat. (R. ANTHONY, du Sternum. Paris, O. Doin.)

Elles sont en second lieu fondées sur d'ingénieuses expériences où F. de Fenis a essayé de réaliser les conditions mécaniques de la formation des ménisques intra-articulaires.

La présence d'un ménisque dans l'articulation sterno-claviculaire soulève des difficultés d'explication qu'on n'aperçoit pas au contraire pour l'articulation du genou et pour celle de la mâchoire inférieure avec le crâne. Les travaux de Parker² repris par Poirier³ et par moi-

1. Voir : R. Anthony : Contribution à l'étude morphologique générale des caractères d'adaptation à la vie arboricole chez les Vertébrés. *Ann. de Sc. naturelles. Zoologie*, 1912.

F. de Fenis : Le membre pelvien des Chéiroptères, ses caractères d'adaptation à la suspension. *Th. Doct. ès Sciences*, Paris 1919. (*Travail du laboratoire d'Anatomie comparée du Muséum d'histoire naturelle*.)

2. W.-K. Parker. — A monograph on the structure and development of the Shoulder-girdle and Sternum in the Vertebrata. *Roy. Society*, London, 1868.

3. P. Poirier. — La Clavicule et ses articulations. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1890.

même¹ conduisent à penser que les ménisques de l'articulation sterno-claviculaire de l'Homme représentent des vestiges de formations parasternales beaucoup plus développées chez d'autres types mammaliens. Voici ce que conclue F. de Fénis relativement aux ménisques de l'articulation sterno-claviculaire.

« 1° Si les reliquats embryonnaires n'avaient pas eu un rôle

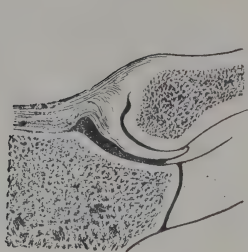


Fig. 128. — Coupe coronale de l'articulation sterno-claviculaire de l'Homme pour montrer le ménisque inter-articulaire (R. ANTHONY, du Sternum. Paris, O. Doin).



Fig. 129. — Coupe coronale d'une articulation sterno-claviculaire humaine anormale. En dedans du ménisque intra-articulaire normal existe un os supra-sternal.

à jouer, ils n'auraient pas persisté sous forme de ménisques, alors que tant d'autres formations du même ordre ont disparu depuis longtemps par défaut d'usage.

2° Si ces reliquats embryonnaires n'avaient pas existé, il ne s'en serait pas moins constitué un ménisque sous l'influence de causes purement mécaniques. »

Quoi qu'il en soit, la question du mécanisme de formation des ménisques inter-articulaires appellent encore d'autres études dont celles de F. de Fénis ont peut-être indiqué la voie.

Consignons, pour finir, cette idée de Cannieu et Lafitte-

1. R. Anthony : Du Sternum et de ses connexions avec le membre thoracique dans la série des Mammifères. *Th. Doct. en Médecine*, Paris O. Doin, 1898.

Dupont¹ qui, considérant la tendance à l'ossification que présentent dans quelques cas et dans certaines espèces les ménisques articulaires du genou, pensent qu'il pourrase faire que dans un avenir lointain le genou des Vertébrés, aujourd'hui articulation unique, se divise en deux articulations.

1. Cannieu et Lafitte-Dupont, *Loco citato*.

Voir aussi J.-L.-A. Lafitte-Dupont : Morphologie générale de l'articulation du genou. *Th. Doct. en Médecine*, Bordeaux, 1899.

CHAPITRE XV

APPLICATION DES DONNÉES ACQUISES EN MORPHOGÉNIE MUSCULAIRE ET OSSEUSE A L'INTERPRÉTATION DES FORMES SOMATIQUES GÉNÉRALES

Supposons qu'un organisme donné soit amené à la suite de circonstances spéciales à faire de tous ses muscles un usage particulièrement énergique. Ces derniers se développeront considérablement. Ils exerceront par conséquent les uns sur les autres une pression plus forte et plus étendue; alors, ils se tendinifieront mutuellement, et, il en résultera nécessairement un raccourcissement général des corps musculaires, puisque le muscle perd ce que gagne le tendon¹. Ce raccourcissement des corps musculaires amènera la diminution de l'amplitude des mouvements (puisque'il y a un rapport étroit entre la longueur des fibres musculaires et l'amplitude du mouvement qu'elles commandent), et, les surfaces articulaires des articulations correspondantes se modifieront en conséquence.

Il semble qu'il y ait un rapport inverse entre la force et l'amplitude: l'observation des athlètes d'une part, des acrobates de l'autre permet de s'en rendre facilement compte dans la seule espèce humaine. C'est également évident lorsque l'on compare, dans la série mammalienne, les fouis-

1. Car il ne faut pas oublier que la compression n'est pas seulement un facteur de la localisation des tendons.

seurs, par exemple, types de force, comme la Taupe, aux arboricoles agiles comme les Atèles et les Gibbons. Les premiers ont des muscles gros et courts où prédomine la disposition pennée des fibres ¹; leurs mouvements sont peu étendus; leurs os ramassés, hérissés d'apophyses et tourmentés de rugosités. Les seconds ont des muscles longs et grêles, à fibres sensiblement parallèles; leurs mouvements sont de grande amplitude; leurs os minces et allongés n'ont que des saillies atténuées.

Si l'on peut dire que la longueur du muscle est en rapport avec l'amplitude du mouvement qu'il commande, il ne semble donc pas, par contre, que l'on puisse avancer que l'amplitude du mouvement détermine la longueur d'un muscle, mais bien plutôt que la longueur imposée au muscle par les circonstances de voisinage règle l'amplitude du mouvement.

Et nous arrivons ainsi à comprendre comment et par quelle suite de processus ont pu lentement se constituer ces deux types d'amplitude et de force, qu'il est si facile de distinguer et d'opposer dans le seul groupe des Mammifères. Ils répondent à des conditions spéciales de genre de vie qui ont tout d'abord entraîné un certain mode de fonctionnement de leurs muscles ².

¹ Il résulte, comme on l'a vu (page 309), des expériences de J. Demoor que l'architecture pennée serait celle que prennent les muscles lorsque les circonstances font qu'ils doivent augmenter de puissance.

² Voir R. Anthony et A. Hazard : Note sur la Myologie d'un Nègre de l'Oubanghi. *L'Anthropologie*, 1905, où ces considérations ont déjà été émises.

INDEX

DES NOMS D'AUTEURS CITÉS

- ABEL (O.), 3, 5, 175.
 AEBY (Chr.), 321.
 ANAXIMANDRE, 49.
 ANCEL (P.), 155.
 ANTHONY (R.), 12, 33, 36, 83, 102, 107, 111, 129, 135, 157, 168, 179, 180, 183, 184, 191, 194, 197, 201, 207, 222, 223, 226, 234, 239, 266, 281, 294, 295, 297, 304, 311, 317, 318, 325, 335, 344, 350, 361, 362, 365.
 ARENBERG (Prince d'), 191.
 ARGENS (d'), 52.
 ARIENS KAPPERS (C. U.), 159.
 ARISTOTE, 10, 49.
 ARSONVAL (d'), 226, 237.
 ART (G.), 12.
 BACON (F.), 57, 181.
 BAILLARGER, 159, 167.
 BAITSELL (G.), 25.
 BALBIANI, 154.
 BATESON (W.), 65.
 BEAUREGARD (P.), 165, 168.
 BENSAUDE, 24.
 BERGE, 153.
 BERGSON, 14, 18.
 BERKELEY (G.), 12.
 BERTHOUD, 356.
 BICHAT (X.), 217.
 BILLARD (A.), 192.
 BJERKNES, 231.
 BLARINGHEM (L.), 65, 89.
 BOHN (G.), 158, 159, 169.
 BONNET (Ch.), 58.
 BONNIER (G.), 174, 185.
 BORELLI, 233.
 BOSSUET, 54.
 BOVIN (P.), 155.
 BOULART, 165, 168.
 BOUTAN, 135.
 BRANDES (G.), 188.
 BROOM (R.), 311.
 BROWN-SÉQUARD, 89.
 BUDDENBROCK (W. von), 226.
 BUFFON, 48, 58, 104.
 BUGNION (E.), 353, 356.
 CABANIS, 60.
 CANNIEU (A.), 312, 352, 362, 363.
 CARNOT (P.), 152, 174, 201.
 CATTANEO, 104.
 CAULLERY (M.), 66, 70.
 CHAINE (J.), 300, 302.
 CHAMPY (Chr.), 155.
 CHARPY (A.), 118, 321.
 CHARRIN (A.), 88, 90, 91, 92, 156.
 CHAUVEAU, 226, 237.
 CHUDZINSKI (Th.), 235.
 COLLIN (B.), 25.
 COMTE (Aug.), 34.
 COPE (E. D.), 3, 5, 63, 107, 175, 359.
 COUTANCE (A.), 222.
 CRESSON (A.), 21.
 CRUVEILHIER, 118.
 CUÉNOT (L.), 66, 67, 68, 71, 81, 84, 85, 89, 90, 106.
 CULMANN, 321.
 CUNNINGHAM, 83.
 CUVIER (G.), 58, 59, 72.
 CYRILLE (Saint), 50.
 DALL, 65.
 DARWIN (Ch.), 47, 57.
 DARWIN (E.), 48, 58, 65.
 DAUDT, 165, 167.
 DAVENPORT, 67.
 DELAGE (Y.), 64, 174.
 DELAMARRE, 88, 92.
 DEMOCRITE, 49, 57.
 DEMOOR (J.), 183, 234, 239, 309, 363.
 DEPÉRET (Ch.), 59.
 DIDEROT (D.), 58.
 DIOCLÈS, 250, 251.
 DOGIEL, 231.
 DOLLFUS (R.), 213.

- DOLLO (L.), 97, 173.
 DUCHESNE, 71.
 DUERDEN (J. E.), 103.
 DUERST (U.), 183, 193.
 DURAND DE GROS, 174, 176.
 DURET, 321.
 DUVAL, 352.
 EDMONDSTONE, 187.
 EHRLICH, 90, 91.
 EIMER, 220.
 EMPÉDOCLE, 49.
 ENGELMANN, 227.
 ENRIQUEZ, 25.
 EPICURE, 49, 57.
 FARABOEUF, 238.
 FÉNIS (F. de), 314, 351, 360, 361, 362.
 FERRONNIÈRE, 154.
 FICK (L.), 182, 200, 337.
 FICK (R.), 357, 358, 359.
 FISCHER, 243.
 FISCHER (E.), 89.
 FISCHER (P.), 225.
 FLORENTIN (R.), 154.
 FULD, 107, 108.
 GABRIEL, 226, 237.
 GEGENBAUR (C.), 311.
 GEOFFROY SAINT-HILAIRE (Et.), 57, 58, 62, 63, 64, 65, 68.
 GEOFFROY SAINT-HILAIRE (Is.), 57.
 GERMAIN (L.), 100.
 GIARD (A.), 34, 54, 59, 156.
 GILBERT (A.), 201.
 GLEY (E.), 90, 91.
 OETHE (W.), 58.
 GOLDSMITH (M.), 64.
 GOODSIR, 242.
 GREGORY (W. K.), 173.
 GROBBEN (C.), 135.
 GRUBER, 154.
 GUDDEN, 182, 206.
 GUDERNATSCH (Y. F.), 153.
 GUÉRIN (J.), 176, 211, 233.
 HAECKEL, 3.
 HALLEZ (P.), 192.
 HAVELOCK (Ch.), 348.
 HAZARD (A.), 365.
 HELVETIUS, 13.
 HERODOTE, 54.
 HERRERA, 212.
 HERVÉ (G.), 60.
 HOBBS (Th.), 36, 37.
 HOFMEISTER, 210.
 HOLMGREN, 187, 188.
 HOLTBY (J.), 331, 338.
 HOUSSAY (F.), 152, 174, 187, 188.
 HUGOUNENQ, 33.
 HULTRANTZ, 243.
 HUMPHRY, 118.
 HUNTER, 181, 187.
 HYATT (A.), 63, 106.
 JAMBLIQUE, 54.
 JÉRÔME (Saint.), 50.
 JHERING (VON), 222.
 JOACHIMSTHAL, 183, 207, 234, 238.
 JOLY, 348, 349.
 JULIEN (Emp.), 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57.
 JUVARA, 326.
 KAMMERER, 90.
 KNIEP (Hans), 24.
 KÖLLIKER, 63, 216.
 KORCHINSKY, 63.
 LACAZE-DUTHIERS (H. de), 135.
 LAFFITTE-DUPONT (J. L. A.), 312, 352, 362, 363.
 LAMARCK, 36, 48, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 80, 114, 173, 175.
 LAMEERE (A.), 81, 82.
 LAMETTRIE (J. de), 58.
 LANDRIEU (M.), 59, 62, 65.
 LANDSBERGER (R.), 206.
 LANGER, 242.
 LANGERHANS (P.), 321.
 LANTZENBERG, 12.
 LARGER (R.), 157.
 LAUENSTEIN, 210.
 LE DANTEC, 27, 72, 78, 107.
 LEDOUBLE, 201.
 LEDUC (St.), 212, 213.
 LE HELLO, 88.
 LELIÈVRE, 219, 312.
 LE PLAY, 156.
 LEROY (Alph.), 59.
 LESBRE (F. X.), 94, 209, 312, 313.
 LEURET, 159.
 LOTHÉLIER, 154.
 LOTSY (J. P.), 82.
 LUCRÈCE, 49.
 LULL, 3, 5, 175.
 LUMIÈRE (A.), 19.
 LYELL, 72.
 MAC-MUNN, 153.
 MAHN, 219.
 MAILLET (de), 58, 63.
 MANOUVRIER (L.), 117, 162, 176, 291, 329, 331, 338.
 MARC-AURÈLE, 55.
 MARCEAU, 221, 222, 224, 226, 227, 228, 229, 266.

- MAREY, 88, 176, 182, 183, 206, 207, 226, 233, 234, 236, 237, 238, 239, 309.
 MARGO, 224.
 MARINESCO, 49.
 MATTHEW (W. D.), 318.
 MAUPAS (E.), 24, 25, 26.
 MAUPERTUIS, 58.
 MEISSNER, 242.
 MENDEL (G.), 3.
 MENETRIÉ, 187.
 METCHNIKOFF (E.), 20, 21.
 MEYER (H. von), 320, 321.
 MEYERSON (E.), 36, 70.
 MIGNÉ, 50, 51, 53.
 MONTESQUIEU, 54, 58.
 MONTGOMERY, 86.
 MOREL, 352.
 MOUSSU, 88, 92.
 MULLER, 210.
 MURIE (J.), 466.
 NEUMANN (C. I.), 50, 51.
 NEUVILLE (H.), 468, 312.
 NIETZSCHE (F.), 12.
 NILSSON, 65.
 OLLIER, 176, 212.
 OSBORN (H. F.), 59, 63, 175, 271.
 OWEN (R.), 459, 165.
 PACKARD (A. S.), 63, 153, 186.
 PAPILLAUT (G.), 294, 331, 333, 334.
 PARKER (W. K.), 361.
 PASCAL (Bl.), 57.
 PAUL-BONCOUR (G.), 211.
 PERRIER (Edm.), 57, 59.
 PETTIGREW, 242.
 PETTIT (Aug.), 465.
 PÉZARD (A.), 155, 157.
 PFAFF (C. M.), 58.
 PICQUÉ (R.), 210.
 PIETKIEWICZ (W. B.), 201.
 PLATEAU, 124, 129.
 POIRIER (P.), 326, 352, 361.
 PRENANT (A.), 218, 224, 231.
 PROCLUS, 54.
 PRZIBRAM, 194, 195.
 RABAUD (El.), 34, 69, 70, 71, 82, 85.
 RANVIER (L.), 232, 330.
 REGNAULT (F.), 211, 212, 348.
 RENAUT, 310.
 RETTERER (Ed.), 175, 219, 312, 314, 315, 360.
 REVILLIOD (P.), 187.
 RIOLAN, 314.
 ROBINET, 58.
 ROBET, 118, 320.
 ROHAN-CHABOT, 106, 317.
 ROLLETT, 223.
 ROMIGNOT (J.), 300, 301.
 ROUD (A.), 216, 358.
 ROUSSELOT (X.), 57.
 ROUX (W.), 102, 171, 177, 211, 234, 240, 294, 359.
 RUDOLF (G. de M.), 324.
 RUHMER, 153.
 RUSSEL (E. S.), 59.
 SCHMANKEWITSCH, 154.
 SCHULTZ, 210.
 SCHWALBE (G.), 179, 197, 224.
 SOURY (J.), 57.
 SPINOZA, 12, 52, 56.
 STANDFUSS (M.), 89, 153, 186.
 STELLER, 166.
 SUCHARD (E.), 330.
 TALBOT (E.), 51, 53.
 TAVEL, 326.
 THOMSON (A.), 348.
 TOLDT (C.), 302.
 TOLDT (K.), 200.
 TORNIER (G.), 359.
 TRAUBE, 212.
 TREVIRANUS, 36.
 TRIEPEL, 211.
 VAILLANT (L.), 435.
 VALLOIS (H.-V.), 311, 312, 313, 314, 340, 360.
 VANINI, 57.
 VILLEMIN (F.), 317.
 VLÉS (F.), 218, 219, 223, 224, 226, 228, 230, 231.
 VOLKOV (Th.), 236.
 VOLTAIRE, 52.
 VOSSELER, 220, 230.
 VRIES (H. de), 65.
 WAAGEN, 71, 83.
 WAGNER (M.), 48.
 WEISCOFF (L.), 12.
 WEISGERBER (H.), 297, 299.
 WEISMANN, 3, 21, 22, 65, 81, 86, 87, 153, 186.
 WEISS (G.), 237, 250, 306, 308.
 WILLISTON, 311.
 WINCZA (H.), 319.
 WOLFF (J.), 211, 320, 321, 327.
 WOLFERMANN (H.), 321.
 WOODRUFF (L. L.), 25.

TABLE DES MATIÈRES

DE LA PREMIÈRE PARTIE,

	Pages.
AVANT-PROPOS	1

PREMIÈRE PARTIE

DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE ET MORPHOGÉNIE

LIVRE PREMIER

LES PROBLÈMES DE LA BIOLOGIE ET CELUI DU DÉTERMINISME MORPHOLOGIQUE EN PARTICULIER

CHAPITRE PREMIER. — Les deux manières de penser en Biologie.	9
CHAPITRE II. — La chose vivante et la vie	11
§ 1. — La chose vivante	11
§ 2. — La vie	28
CHAPITRE III. — Les faits et leur systématisation en Biologie . .	30
§ 1. — Les faits	30
§ 2. — La systématisation des faits	36
CHAPITRE IV. — Le problème du déterminisme morphologique ; son point de vue essentiel et fondamental : la recherche du mécanisme d'établissement possible des caractères qui définis- sent les types d'organisation	40
CHAPITRE V. — Les solutions du problème du déterminisme mor- phologique	44
§ 1. — Le Créationnisme	44
§ 2. — Les doctrines rationnelles	45
α. La tendance lamarckienne (Lamarckisme et Néolamar- kisme)	49
β. La tendance mutationniste	61

CHAPITRE VI. — Exposé de l'hypothèse adoptée pour la solution du problème du déterminisme morphologique	73
§ 1. — Examen des rapports existant entre les caractères morphologiques fondamentaux qui définissent les types d'organisation et les différences morphologiques résultant des mutations et des fluctuations. Deux objections au mutationnisme ; son origine et le mécanisme de son développement	73
§ 2. — Considérations sur les variations constatables	81
α. Les modalités du déterminisme des variations constatables	81
β. Les conditions de la transmissibilité des résultats des variations constatables. — Exposé de la question de l'hérédité des caractères acquis	84
§ 3. — Le mécanisme d'établissement possible des caractères qui définissent les types d'organisation	95
α. La nature des variations susceptibles d'avoir présidé à la genèse des caractères fondamentaux	95
β. L'action du milieu	97
γ. La fixation des caractères. L'hérédité conservatrice	102
§ 4. — Vue d'ensemble sur les divers modes de variation possibles	110

LIVRE II

LES FACTEURS ET LES PROCESSUS MORPHOGÉNIQUES

CHAPITRE VII. — Définition des facteurs morphogéniques	113
CHAPITRE VIII. — Mode d'action général des facteurs morphogéniques	115
§ 1. — Considérations générales	115
§ 2. — Exposé du mode d'action de quelques facteurs	121
1° L'aplatissement sur les surfaces libres	121
2° Le rôle morphogénique de la pression dans la constitution des organismes	122
α. Pressions centrales et pressions périphériques	122
β. L'égalité des pressions périphériques	124
γ. L'inégalité des pressions périphériques	126
δ. La pression réciproque et l'aplatissement des surfaces en contact	141
ε. La forme allongée des organismes qui suivent un déplacement linéaire	144
3° Le rôle morphogénique du frottement	145
Facteurs d'ordre plus particulier	152
Application des lois géométriques à la morphogénie	159
CHAPITRE IX. — Les processus morphogéniques et leurs enchainements	169

LIVRE III

LA MORPHOGÉNIE ET SES MÉTHODES

	Pages.
CHAPITRE X. — Définition et subdivision de la morphogénie . . .	173
CHAPITRE XI. — La méthode d'observation en morphogénie. . .	177
§ 1. — Observation des faits de développement	177
§ 2. — Observation des faits d'anatomie comparée.	179
CHAPITRE XII. — La méthode expérimentale en morphogénie. .	181
§ 1. — Considérations générales	181
§ 2. — Exposé de quelques expériences morphogéniques . . .	186
Expériences sur les modifications morphologiques produites par le régime alimentaire	187
Expériences de Haliez sur l'influence de l'agitation de l'eau sur la morphologie des Hydroïdes et des Bryozoaires. . . .	192
Expériences de Przibram sur le déterminisme des caractères de l'abdomen des Pagures	194
Expériences de Duerst sur le rôle des cornes dans la morpho- logie cranienne des Ruminants	195
Expériences de R. Anthony. Le rôle des muscles crotaphytes et des dents en morphogénie cranienne.	197
§ 3. — Expériences morphogéniques fortuitement réalisées dans la nature	207
§ 4. — L'expérimentation sur les corps inertes. Les conclusions que l'on peut en tirer au point de vue de la morphogénie des êtres vivants :	212
CHAPITRE XIII. — Morphogénie musculaire	215
§ 1. — Données préliminaires anatomiques et physiologiques suc- cinctes	215
§ 2. — L'état actuel de nos connaissances sur le déterminisme de la structure striée des muscles	218
§ 3. — Les lois générales du déterminisme de la longueur et du volume des muscles.	232
α. La loi de la longueur	233
β. La loi du volume	238
§ 4. — Le muscle de mouvement parallèle et le muscle de mou- vement angulaire	239
§ 5. — Etude théorique du muscle de mouvement parallèle . .	244
α. Cas d'une fibre unique.	244
β. Cas de plusieurs fibres parallèles.	245
γ. Cas de plusieurs fibres convergentes	248
§ 6. — Etude théorique du muscle de mouvement angulaire . .	251
1° Le muscle de mouvement angulaire disposé symétrique- ment par rapport aux rayons.	251
α. Cas d'une fibre unique	251
β. Cas de plusieurs fibres parallèles	252

	Pages.
γ. Etude de quelques exemples de muscles de mouvement angulaire à insertions symétriques	260
2° Le muscle de mouvement angulaire disposé asymétriquement par rapport aux rayons	272
α. Cas d'une fibre unique	272
β. Cas de plusieurs fibres parallèles	274
γ. Cas de plusieurs fibres convergentes	275
δ. Les conditions qui peuvent amener un muscle de mouvement angulaire à s'insérer asymétriquement par rapport aux rayons	278
ε. Les conditions qui peuvent déterminer la convergence des fibres dans les muscles de mouvement angulaire	281
ζ. Etude de quelques exemples de muscles de mouvement angulaire à insertions asymétriques	285
§ 7. — Le déterminisme de la localisation des tendons	292
§ 8. — Considérations sur la constitution architecturale des muscles	305
CHAPITRE XIV. — Morphogénie osseuse	310
§ 1. — Les causes susceptibles de déterminer le mode de développement des pièces squelettiques	310
§ 2. — L'architecture intérieure des os	320
§ 3. — Le déterminisme de la forme extérieure des os	327
1° Le déterminisme de la forme générale des os	328
2° Le déterminisme des dépressions et des saillies osseuses. Le rôle des organes avoisinants et en particulier des muscles	330
α. Le déterminisme des dépressions osseuses	332
β. Le déterminisme des saillies osseuses	337
§ 4. — Aperçu sur la morphogénie des surfaces articulaires	343
CHAPITRE XV. — Application des données acquises en morphogénie musculaire et osseuse à l'interprétation des formes somatiques générales	364
INDEX DES NOMS D'AUTEURS CITÉS	367



L'HOMME FOSSILE

DE LA QUINA

Parus précédemment :

- Fascicule 1 (HISTOLOGIE).** Recherches sur l'origine des plastides chez les ptéridophytes. Contribution à l'étude de la cellule végétale, par L. EMBERGER, docteur ès sciences. 190 pages, avec 21 figures dans le texte et 10 planches hors texte 20 fr.
- Fascicule 2 (EMBRYOLOGIE).** L'origine indépendante du système nerveux sympathique, par René CAMUS, docteur ès sciences, assistant à la Clinique des maladies cutanées et vénériennes de l'Université de Strasbourg. 80 p. 8 fr.
- Fascicule 3 (ANATOMIE).** Recherches d'anatomie comparée sur le duodénum de l'homme et des mammifères, par F. VILLEMEN, professeur d'anatomie à l'Ecole de Médecine de Reims. 150 pages, avec 25 figures dans le texte. 18 fr.
- Fascicule 4 (MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE).** L'action de l'extrait thyroïdien sur la multiplication cellulaire. Caractère électif de cette action, par Ch. CHAMPY, professeur agrégé à la Faculté de Médecine de Paris. 60 pages, avec 27 figures et 9 graphiques dans le texte. 6 fr.
- Fascicule 5 (HISTOLOGIE).** Recherches sur le parenchyme des plathelminthes. Essai d'histologie comparée, par M. PRENANT, docteur ès sciences, agrégé-préparateur à l'Ecole normale supérieure. 180 pages, avec 11 figures dans le texte et 8 planches, dont 2 en couleurs, hors texte 22 fr.
- Fascicule 6 (ANATOMIE).** La voûte tarsienne transversale. Sa formation et son mécanisme. Étude d'anatomie comparée, par André FORSTER, professeur à la Faculté de Médecine de Strasbourg, directeur du Laboratoire d'Anatomie. 192 pages, avec 38 figures dans le texte 20 fr.
- Fascicule 7 (HISTOLOGIE).** Contribution à l'étude des processus de sécrétion dans l'hypophyse, par Fr. W. STEWART. 52 pages avec 1 planche en couleurs hors texte 6 fr.
- Fascicule 8 (MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE).** Étude expérimentale sur les différences sexuelles chez les tritons. Changement de sexe expérimental, par Ch. CHAMPY. 180 pages, avec 82 figures dans le texte et 4 planches, dont une en couleurs hors texte. 25 fr.
- Fascicule 9 (HISTOLOGIE).** Recherches sur les constituants morphologiques du cytoplasma des algues, par G. MANGENOT, docteur ès sciences. 340 pages, avec 24 figures dans le texte et 16 planches hors texte. 30 fr.
- Fascicule 10 (HISTOLOGIE).** L'origine du sang dans le foie embryonnaire chez les mammifères. Sa signification au point de vue de la morphologie générale, par Max ARON, chargé de Cours à la Faculté de Médecine de Strasbourg. 125 pages, avec 9 figures dans le texte et 5 planches hors texte. 15 fr.
- Fascicule 11 (HISTOLOGIE).** Contribution à l'étude de l'histophysiologie rénale. — Les processus cytologiques de l'élimination des substances colorantes par le rein, par le Dr J. TURCHINI, licencié ès sciences naturelles, préparateur d'histologie à la Faculté de Médecine de Paris. 120 pages, avec 1 figure dans le texte et 1 planche en couleurs hors texte 15 fr.
- Fascicule 12 (ANATOMIE).** Anatomie du plexus lombaire chez l'homme, par le Dr A. BONNIOT, prosecteur à la Faculté de Médecine de Lyon. 120 pages, avec figures dans le texte et 8 planches, dont une en couleurs, hors texte. 16 fr.
- Fascicule 13 (ANATOMIE).** Les transformations de la musculature de l'épisme chez les vertébrés, par H.-V. VALLOIS, professeur d'anatomie à la Faculté de Médecine de Toulouse. 540 pages, avec 42 figures et 4 tableaux dans le texte. 40 fr.
- Fascicule 14 (MORPHOLOGIE EXPÉRIMENTALE).** Le déterminisme et l'adaptation morphologiques en biologie animale. PREMIÈRE PARTIE : *Déterminisme morphologique et Morphogénie*, par le professeur R. ANTHONY. 380 pages avec 129 figures dans le texte. 28 fr.

L'HOMME FOSSILE

DE LA QUINA

PAR

le D^r HENRI MARTIN

Avec 42 figures dans le texte.

PARIS
LIBRAIRIE OCTAVE DOIN
GASTON DOIN, ÉDITEUR
8, PLACE DE L'ODÉON, 8

1923

Tous droits réservés.

L'HOMME FOSSILE DE LA QUINA

INTRODUCTION

La description d'un squelette moustérien est un travail qui s'impose au moment de chaque découverte. La rareté des fossiles humains de cette époque, leurs caractères spéciaux et leur importance dans l'échelle animale, nous obligent à fournir une étude détaillée de chacun d'eux, et à suivre les exemples précédemment donnés par DUBOIS, FRAIPONT et LOHEST, DUPONT et M. BOULE.

Ces auteurs ont publié des mémoires, sur les ossements appartenant à la race néanderthaliennne. L'une de ces publications, celle de M. BOULE est la plus complète, puisque parue en 1911-1913; elle contient la description du squelette de La Chapelle aux Saints avec l'étude comparative des squelettes antérieurement découverts.

Plus récemment en 1921 le même auteur a repris la question des origines de l'homme et dans une superbe publication que tous les paléontologistes attendaient, il en a fait dans les *Hommes fossiles* un exposé magistral.

Dans ce travail je chercherai à retracer l'historique de la découverte de La Quina dans tous ses détails et à établir la position stratigraphique de la pièce dans le gisement.

L'étude des fractures du crâne et de la dispersion des os nous permettra de discuter les causes possibles de la mort

de cet ancêtre par des procédés analogues à ceux qu'on emploierait actuellement en médecine légale.

La description des différentes parties du squelette occupera un long chapitre. J'éviterai les restaurations incertaines des régions absentes et je me bornerai à une monographie serrée. Ces restaurations sont utiles dans les travaux de vulgarisation, mais ne constituent pas des éléments d'authenticité absolue. Je respecterai donc les traumatismes rencontrés dans la fouille et n'ajouterai aucun segment osseux qui ne serait probablement pas l'expression de la vérité.

Ce travail aurait dû paraître depuis plusieurs années, puisque ma découverte remonte à 1911 ; j'avais l'intention de réunir mes différentes communications et d'en faire un travail d'ensemble quand la guerre de 1914 éclata.

C'est donc seulement onze ans après la mise au jour de ce squelette que j'entreprends cette tâche, malgré les difficultés actuelles de la publication.

Jusqu'à ce jour il n'y a pas de squelettes moustériens absolument entiers, ou en parfait état de conservation. Les documents que la science possède se complètent mutuellement. Celui de la Chapelle aux Saints tient le record avec un maximum de pièces, mais il est incomplet surtout du côté de la dentition. Son étude est venue combler les lacunes d'un excellent cadre tracé autrefois par DE QUATREFAGES et HAMY¹ d'une part et FRAIPONT et LOHEST² de l'autre.

Les travaux de E. DUBOIS³ et de L. MANOUVRIER⁴ sur le

1. QUATREFAGES et HAMY. *Crania ethnica*, Paris, 1882.

2. J. FRAIPONT et M. LOHEST. Ossements humains de la grotte de Spy. Gand, 1887. *Arch. Biol.*, vol. VII.

3. E. DUBOIS. *Pithecanthropus erectus. Batavia Landesdrucherei*, 1894.

4. L. MANOUVRIER. Discussion sur le *Pithe canthropus erectus* comme précurseur présumé de l'homme. *Bull. Soc. anthrop.* Paris, 1895, p. 12.

Id. Deuxième étude sur le *Pithecanthropus*. *Bull. Soc. anthrop.* Paris, 1895, p. 553.
Id. *Bull. Soc. anthrop.* Paris, 1896, p. 396 et 460.

Pithecanthropus erectus sont du plus haut intérêt; malgré les vives attaques, ils ont pu faire triompher, avec les ossements de Trinil, la parenté humaine. La question à l'époque était brûlante, car on se trouvait en face d'un être intermédiaire.

Ces savants, auxquels il faut rendre hommage, ont eu l'énergie de soutenir de violentes luttes, ils ont su préparer le terrain actuel qui fait soupçonner l'origine de l'homme. Grâce à l'impulsion donnée aux sciences anthropologiques on peut aujourd'hui réunir des preuves suffisantes pour admettre une parenté entre l'homme et les singes anthropoïdes.

Cette vision désagréable pour beaucoup de croyances s'est légèrement atténuée aujourd'hui. Les progrès de la science nous font admettre que les singes supérieurs sont probablement nos *cousins germains* et que leur origine et la nôtre partiraient d'une même souche.

Mais pour trouver la filiation complète il faut encore combler un certain nombre de lacunes et la garantie des squelettes fossiles doit être entière.

Ces fossiles doivent être recueillis en place, par des personnes compétentes, et comme le souligne M. BOULE, on doit rejeter au « bric-à-brac » toutes les pièces suspectes ¹. En effet les squelettes fossiles n'ont de valeur que dans un terrain non remanié et dont les couches sont d'une intégrité absolue.

Ces remarques provoquées par certains travaux expliqueront mon désir de faire périr des légendes sur le Moustérien, nées surtout à l'étranger où cet étage n'est pas suffisamment compris.

1. Consulter à propos de cette question, l'intéressante étude de H. BREUIL. « Les plus anciennes races humaines connues ». Extr. *Bull. Soc. fribourgeoise des Sc. Nat.*, vol. XVII. Fribourg, 1910.

Si une hypothèse émise sur le moustérien s'accréditait, il faudrait lui donner une courte durée et l'homme néanderthalien qui vivait à cette époque aurait été l'esclave d'une race supérieure également moustérienne.

Jusqu'ici dans chaque gisement, on n'a trouvé qu'une seule race; elle peut différer du type néanderthalien comme à Grimaldi où on a trouvé un homme du type négroïde dans les couches moustériennes, mais pas la coexistence des deux races.

N'a-t-on pas voulu aussi regarder l'industrie moustérienne comme pauvre, grossière, en pleine décadence? Est-il besoin de réfuter de pareilles inexactitudes?

Cette industrie, à La Quina, répond au contraire à des dépôts puissants, variés, bien stratifiés, en pleine évolution, ayant duré de longs siècles. La technique ingénieuse et habile retrouvée dans les niveaux supérieurs et appartenant encore à l'homme aux fortes arcades, nous prouve ses efforts, ses perfectionnements étonnants et rien qu'on puisse confondre avec la maladresse ou la régression.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE DU GISEMENT

Plusieurs débris humains trouvés dans la station de La Quina entre 1905 et 1911 me permettaient de signaler la présence certaine d'un homme néanderthalien et la possibilité de découvrir un squelette. C'est pourquoi, chaque année, sans relâche pendant les vacances, les fouilles étaient poussées, non pas avec fureur et gaspillage, mais avec prudence et lenteur. Dans chaque point d'attaque j'ai pris soin de conserver un important témoin de couche archéologique, car j'estime que nous n'avons pas le droit de tout détruire, nous devons songer à nos successeurs, qui fouilleront peut-être avec de meilleures méthodes et des sacrifices encore plus grands exigés par ce genre de recherches.

C'est pour ces raisons qu'à La Quina il restera de nombreuses reliques.

Les pièces en silex et les ossements d'animaux quaternaires recueillis depuis 1905 atteignent un chiffre considérable, et c'est avec bonheur que je vois aujourd'hui tous ces beaux documents prendre le chemin de nos Musées nationaux.

Ces abondantes séries m'ont permis de doter plusieurs musées français et étrangers de collections intéressantes, mais en revanche leurs aimables conservateurs ont adressé au Laboratoire du Peyrat d'importantes collections préhistoriques et des pièces d'ostéologie moderne indispensables aux études d'anatomie comparée et de paléontologie. Ces documents me sont parvenus de Suisse, d'Angleterre et d'Amérique et je tiens à remercier ici tous mes excellents correspondants : MM. WEGELI, SARTORIUS, FSCHUMI, HADDON, KESSLER, SCHWALBE, MAC CURDY, PEABODY, GORDON, FRAIPONT, etc.

Dans un volume précédemment paru sur l'Évolution du Moustérien de La Quina¹ on trouvera une étude détaillée sur l'historique du gisement, il est donc inutile d'y revenir ici trop longuement; quelques rappels suffiront pour fixer les principales phases des découvertes faites dans ce point de la Charente.

En 1881 M. LAMBERT le bienfaiteur et regretté maire de la commune de Gardes, traçait une route entre Le Pontaroux et Villebois-Lavalette, et mettait à nu dans la Vallée du Voultron, sur la rive gauche, en face du moulin de La Quina, d'importantes couches archéologiques. Le tracé de la route venait en effet d'attaquer le pied d'un talus adossé à la falaise et les terrassiers mettaient au jour des silex taillés et d'énormes ossements que ces premiers inventeurs prirent pour des squelettes de géants! Les habitants de la vallée soutenaient même qu'il existait là un ancien champ de bataille et que le terrain était encore imbibé de sang. Ce qui accréditait cette légende c'est que certaines couches

1. D^r Henri MARTIN. Evolution du Moustérien de La Quina (Charente), vol. I, 1907-1910, Paris.

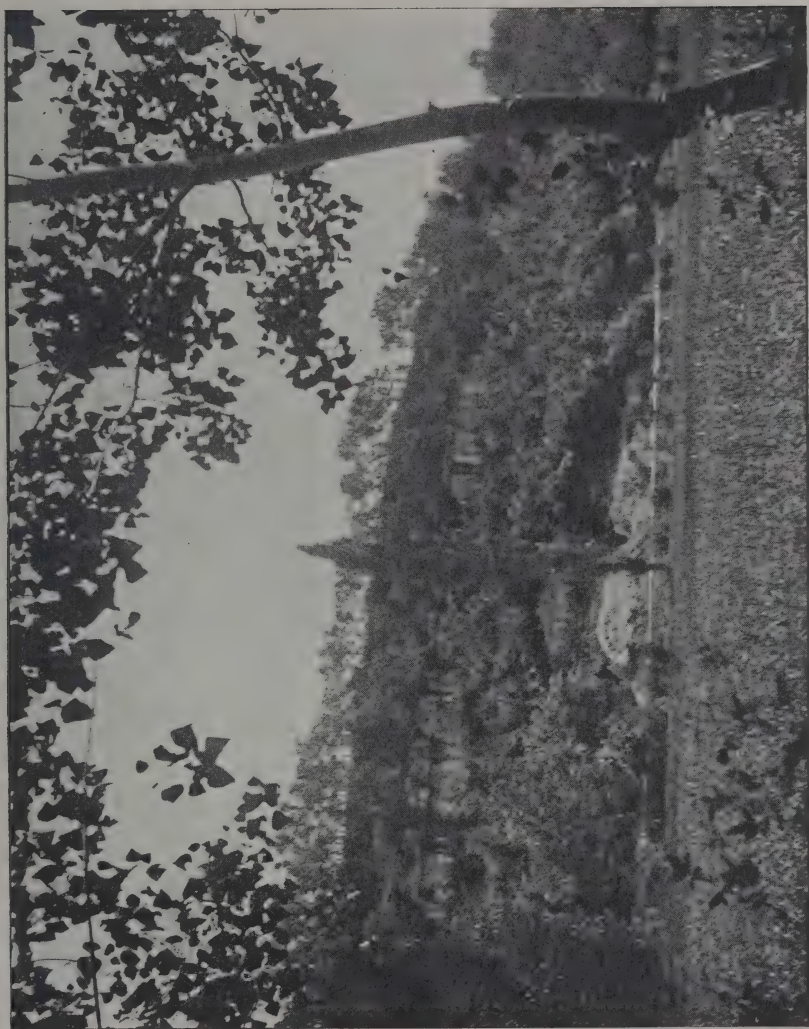


Fig. 4. — *Vue générale du gisement de La Quina.*

Vallée du Voultron. Sur la rive gauche s'élève la falaise au pied de laquelle on distingue les travaux archéologiques.

sont fortement teintées de rouge et de noir, mais cette coloration est due aux infiltrations d'oxyde de fer et de manganèse.

Cette découverte s'ébruita et tous les collectionneurs de la région vinrent à La Quina faire d'amples moissons dans les terrassements et dans une ébauché de tranchée nécessitée par les travaux de nivellement.

La stratigraphie de la station était à cette époque très incomplètement connue et les publications intéressantes de CHAUVET, RAMONET et RIVIÈRE vers 1881 et ma première note en 1905 ne pouvaient faire prévoir la complication des couches et leur mode si varié de formation.

Les multiples points d'attaque et les larges tranchées coupant toute la profondeur du talus ont seuls, depuis 1905, mis au point le régime des assises.

Je parlerai surtout ici de la coupe appartenant à la cote B du gisement, c'est-à-dire la région où j'ai découvert le squelette H⁵¹.

Reportons-nous en 1881, avant mes travaux, pour retracer l'état du talus dont l'aspect d'ailleurs n'avait pas changé depuis cette époque jusqu'en 1905.

La profondeur horizontale mesurée perpendiculairement, de la falaise au bord externe du caniveau de la route, donnait environ 10 mètres, sa hauteur, contre le rocher, atteignait 6 mètres, et en avant, face à la route, les travaux de nivellement avaient coupé l'extrême partie déclive qui descendait jusque dans le pré voisin. Ce terrassement avait ainsi établi une coupe frontale devant une certaine partie de gisement parallèlement à la route; la hauteur de

1. Cette désignation H est une abréviation de Homo, le chiffre apposé indique l'ordre dans lequel les débris humains ont été découverts. Pour ce squelette, c'est donc l'indication du cinquième vestige humain rencontré dans la station.

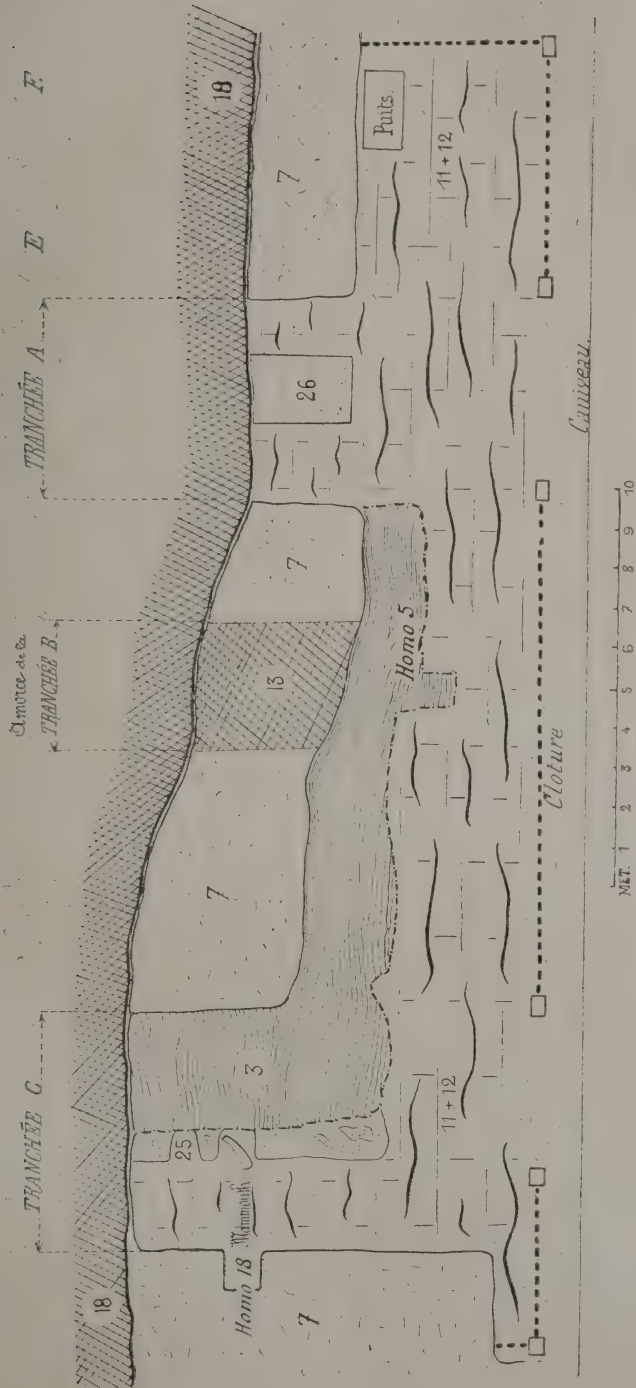


Fig. 2. — Plan du gisement de La Quina.

Tranchées, A, B, C, E, F. — 3, Couche argilo-sableuse. — 7, Terre végétale. — 11 et 12, Fragments de calcaire rouillés colorés en noir par l'oxyde de manganèse et en rouge par l'oxyde de fer. — 13, Bloc de calcaire éboulé. — 18, Palais. Calcaire tournoien en place. — 23, Poches d'ossements où le cheval domine. — 26, Banquette, témoin. — Homo 5, Emplacement du squelette humain. — Homo 18, Emplacement du crâne d'enfant.

ce pan coupé était environ de 2 mètres et la coupe pouvait s'établir de la façon suivante :

TERRE VÉGÉTALE ET VÉGÉTATIONS

ÉBOULEMENTS DE CALCAIRE

COUCHES ARCHÉOLOGIQUES	Supérieure.	1. Ruissellement en contact avec l'éboulement. Parfois sable de 0 ^m ,15 à 0.
	Moyenne.	2. Argile noirâtre grasse 0 ^m ,25 à 0 ^m ,40.
	Inférieure.	3. Sable argileux jaune verdâtre stratifié de 0 ^m ,40 à 0 ^m ,60.
		4. Sable de rivière de 0 à 0 ^m ,10.
		5. Sable et fragments roulés de 0 ^m ,10 à 0 ^m ,30.
		11. Fragments de calcaire colorés en noir (manganèse).
		12. Fragments de calcaire colorés en rouge (oxyde de fer).

CALCAIRE TURONIEN EN PLACE

La terre végétale, couche superficielle, contient quelques pièces pouvant provenir des foyers de réoccupation, mais à la cote B ils sont de minime importance.

L'éboulement calcaire est représenté par une masse considérable, sans doute une corniche détachée de la falaise qui surplombait jadis les rives du Voultron. En d'autres points de la vallée ces voûtes se retrouvent actuellement en place.

La masse éboulée n'est pas toujours homogène, elle est souvent fendillée et les fissures sont bourrées de petits éléments calcaires et de limon; on peut donc supposer qu'un ruissellement a déposé tous ces éléments après la dislocation de la corniche. D'ailleurs entre la falaise et les blocs éboulés se trouvent de grandes dalles fragmentées à orientation verticale.

L'éboulement se retrouve à des degrés différents dans

les tranchées ouvertes, sa présence est un obstacle aux remaniements, il est en quelque sorte la sécurité du gisement.

L'époque de cette chute des corniches date presque la fin du moustérien, abstraction faite d'une courte période de réoccupation.

En effet au-dessus de l'éboulement on trouve des foyers nettement moustériens, cette constatation n'a rien de surprenant si on admet que les hommes avaient abandonné les terrasses supérieures au moment des effondrements et qu'ils sont revenus sur les lieux dans une période plus calme. Ils ont occupé là une nouvelle terrasse, nous retrouvons les traces de séjour et d'habitat caractérisées par des lits superposés contenant du charbon, des débris d'ossements d'animaux, des éclats de silex et quelques pièces caractéristiques.

L'intégrité de toutes les couches signalées précédemment et de leur couverture calcaire est absolue, aucun travail de terrassement antérieur, aucun puits, pas de dislocation, pas de traces d'animaux fouisseurs.

Immédiatement au-dessous de l'éboulement j'ai désigné sous le n° 1 une petite couche plus ou moins sableuse, ce qui m'a permis de séparer des pièces fort bien datées qui gisaient sur le talus au moment même de la chute des blocs. Mais parfois cette couche manque ou elle est intimement unie à la couche sous-jacente n° 2.

Les dépôts 1 et 2 correspondent à la belle industrie moustérienne dans laquelle en octobre 1905 j'ai découvert les *ossements utilisés* qui ont été présentés à la *Société préhistorique française* le 26 avril 1906. Aussitôt après cette découverte et sa communication plusieurs auteurs signalaient dans d'autres gisements des pièces identiques, et quelques

notes sur lesquelles je n'ai pas à insister ici paraissent sur le même sujet; certaines d'entre elles étaient si habile-

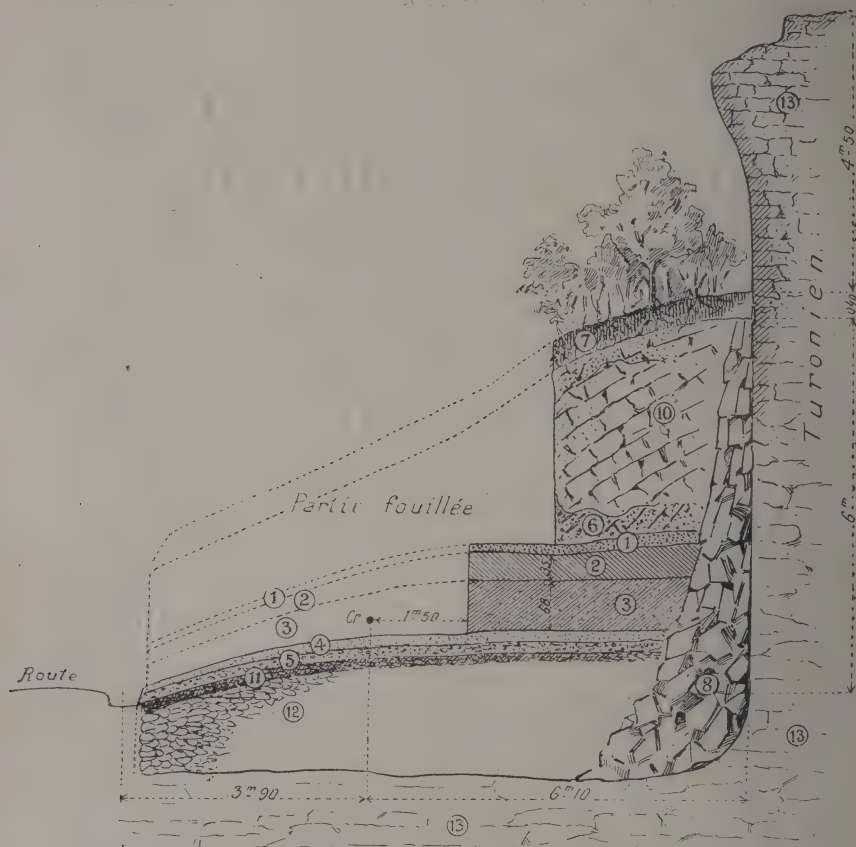


Fig. 3. — Coupe des couches archéologiques entre les cotes B et C.

1, Couche sableuse supérieure. — 2, Couche argileuse noirâtre (industrie moustérienne perfectionnée). — 3, Couche argilo-sableuse verdâtre (niveau moyen du moustérien). — 4, Couche de sable fin. — 5, Cailloutis contenant l'industrie primitive du moustérien. — 6, Eboulement post-moustérien provenant des terrasses. — 7, Terre végétale. — 8, Gros bloc de calcaire provenant des corniches. Entre 10 et 7 on retrouve des foyers correspondant à une réoccupation du moustérien final. — 9, Eboulement pré-moustérien. — 10, Couche de fragments de calcaire roulés et colorés en noir (oxyde de manganèse). — 11, Couche de fragments de calcaire roulés et colorés en rouge (oxyde de fer). — 12, Couche de fragments de calcaire roulés et colorés en rouge (oxyde de fer). — 13, Calcaire turomien en place. — Cr., Position du crâne (Homo 5).

ment déguisées qu'elles pouvaient faire supposer que la découverte et la signification de ces os étaient antérieures à ma prise de date.

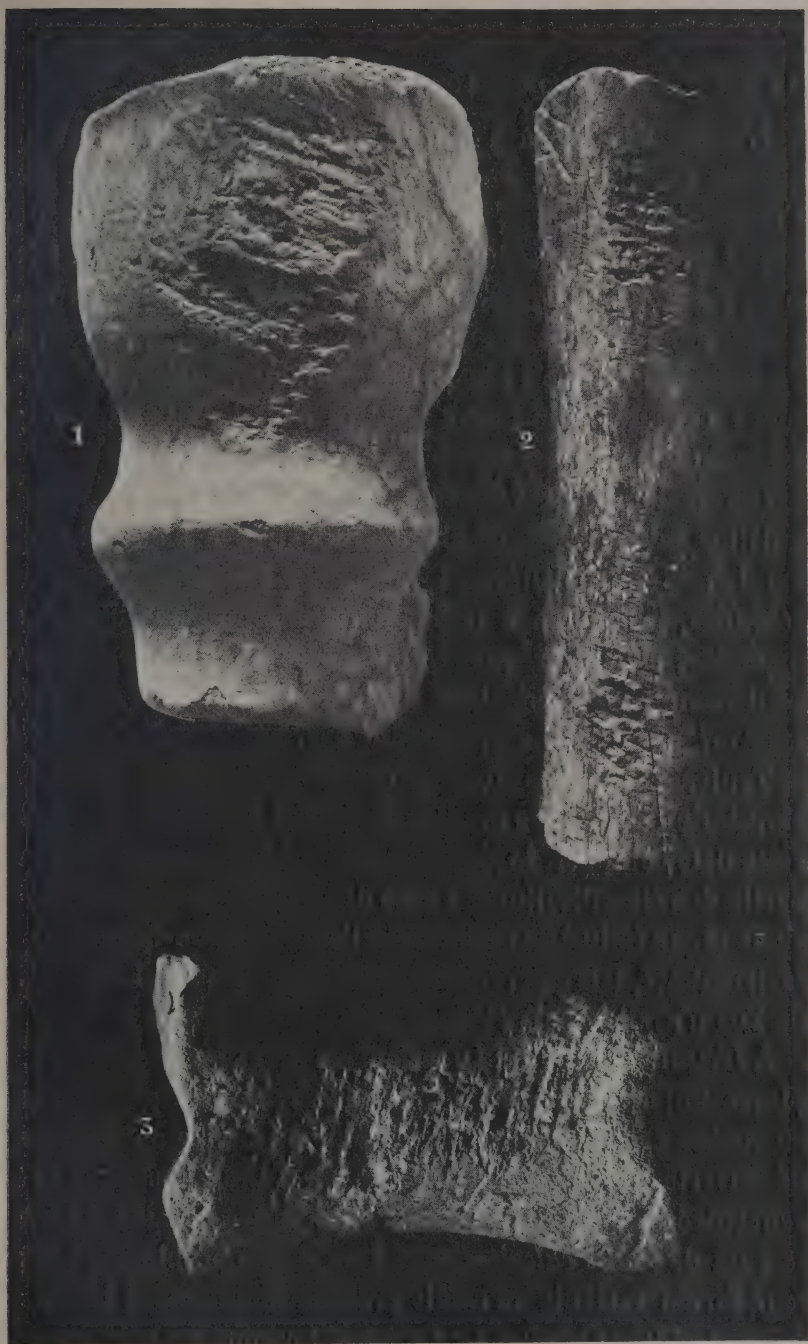


Fig. 4. — *Industrie moustérienne.*

1, Extrémité inférieure d'humérus de Bos. La diaphyse est taillée pour transformer la pièce en billot. La trochlée porte de nombreuses entailles (contre-coups du silex tranchant). — 2, Esquille osseuse. Compresseur portant deux foyers d'entailles. — 3, Première phalange de cheval. Billot. Nombreuses entailles sur la face antérieure.

L'usage de l'os à l'époque moustérienne était donc signalé en 1906 et modifiait les idées qui existaient sur l'industrie de cet âge, je n'hésitais pas à trouver là un grand progrès dans la technique et le désignais sous le nom de *Moustérien perfectionné* ou *évolué*. Nous nous trouvions donc devant un moustérien supérieur caractérisé également par une industrie magnifique, variée, élégamment exécutée. Un grand progrès s'était réalisé dans la taille du silex.

Les racloirs aux formes multiples, les pointes triangulaires minces, emmanchables, d'autres à base épaisse, les lances pédonculées, les doubles pointes hémisolutréennes, les pièces à taille marginale alterne sur faces opposées, étaient fréquents. Parmi les pièces de choix on peut compter de véritables chefs-d'œuvre de finesse, que les Aurignaciens ne surpassèrent pas.

Toutes ces belles formes étaient méconnues dans le Moustérien avant mes fouilles de 1905 à La Quina. Jusqu'à cette date, en effet, le Moustérien supérieur ne faisait pas partie des classifications, on ne distinguait pas de subdivisions et son industrie se bornait à l'énumération de quelques instruments, tels que racloirs, pointes et disques. Le travail de l'os n'avait jamais été signalé.

A La Quina ce niveau supérieur contient encore d'autres pièces importantes : de grands hachoirs, des perceurs en roches éruptives, des pièces plus ou moins sphériques découvertes ailleurs en Charente par TR. DE ROCHEBRUNE et rencontrées aussi par G. CHAUVET. Ces pièces désignées sous le nom de *boules calcaires* sont d'un usage problématique ; leur forme variable m'a fait préférer simplement le nom de sphéroïdes, car elles ne sont pas toujours en calcaire et s'écartent fréquemment de la forme ronde.

Elles sont certainement travaillées par la main de

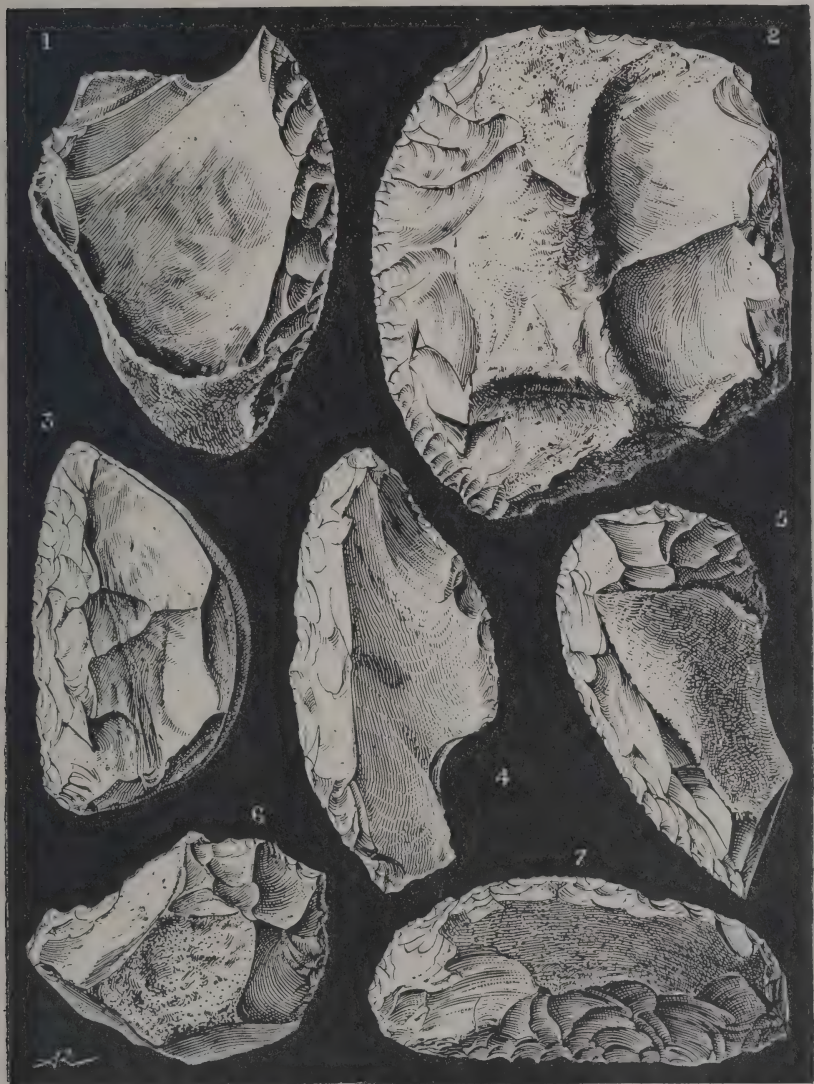


Fig. 5. — *Industrie du silex.*

1, Racloir à pointe dégagée et tranchant récurrent. — 2, Hache. Le tranchant n'est pas incurvé, la base porte de larges entailles favorables à l'emmanchement. — 3, Racloir, un côté taillé. — 4, Lame à taille périphérique. Une entaille retouchée existe sur la face opposée. — 5, Grattoir (genre Tarté). — 6, Racloir à pointes multiples. — 7, Racloir oblong à taille périphérique.

l'homme, la percussion est très nette. Parfois le travail



Fig. 6. — *Industrie du silex.*

1 et 2, Pointes triangulaires. Base épaisse. Taille unifaciale. — 3, Grande pointe triangulaire. Taille périphérique et unifaciale. — 4, 5, 6 et 7, Pointes triangulaires. Bases amincies et emmanchables.

périphérique sur le bloc en voie d'arrondissement était



Fig. 7. — Industrie du silex.

1, Pointe double à taille périphérique. Dos très bombé. — 2, Racloir (?). Taille périphérique. Double pointe. Pièce mesurant 22 millimètres d'épaisseur. — 3, Pointe double à taille périphérique. — 4, Pointe double à taille périphérique. — 5, 6, 7, Pointes plates taillées sur deux bords. Base amincie favorable à l'emmanchement. Ces pièces proviennent des couches supérieures.

pénible, car certains de ces sphéroïdes sont en silex, en quartzite ou même en granit.

A ce niveau supérieur du Moustérien il faut signaler encore l'apparition timide de quelques outils en os : poinçons frustes, lissoirs, godets problématiques.

Peut-être aussi y découvrirait-on une tentative de parure. En effet j'ai trouvé une phalange de renne doublement perforée pour une suspension possible et une canine de jeune renard incomplètement percée, car la racine à parois très minces s'est fendue pendant la confection de ce joyau primitif.

La trouvaille de morceaux de manganèse avec traces de raclages fait supposer que les Néanderthaliens employaient une poudre noire, pour un usage qu'on n'ose identifier sans étonnement, mais qui pourrait bien être le maquillage. M. PEYRONY m'avait signalé déjà cette découverte en Dordogne quand j'ai reconnu ultérieurement en Charente ces mêmes grattages sur les fragments de minerais manganétiques.

Ajoutons aussi qu'à cette phase moustérienne supérieure, l'homme avait acquis une dextérité remarquable dans l'art du dépècement; sa technique opératoire a été longuement étudiée dans une précédente publication.

Les traces de l'action du silex se révèlent par des coupures sur les fragments osseux; sur des échantillons innombrables, elles se répètent toujours au point d'élection pour opérer une désarticulation. Il suffit de signaler les marques relevées sur les condyles occipitaux et sur l'atlas pour la désarticulation intentionnelle et méthodique de la tête du renne et d'autres animaux, et les traces non moins concluantes trouvées sur les régions coxo-fémorales, tibio-tarsiennes, scapulaires, du coude, du carpe, etc., etc. Parmi ces marques il est même aisé de retrouver des cou-



Fig. 8. — *Industrie osseuse.*

1, Esquille portant des entailles. Contre-coups de tranchants siliceux. La pièce servait probablement d'appui. — 2, Astragale de Renne. Coupures sur la face interne. Traces de désarticulation tibio-tarsienne. — 3, Deuxième phalange de Bos. Perforation de la paroi osseuse. Blessure (?). — 4, Esquille portant des traces de décarnisation. — 5, Fragment de côte transformé en lissoir.

pures provenant de tentatives sur des régions compliquées comme celle de la mâchoire inférieure du renne par exemple. Elles sont souvent infructueusement orientées, aussi ces désarticulations étaient-elles hésitantes et parfois inefficaces.

La peau des animaux était enlevée avec soin, on en trouve la preuve certaine dans les coupures circulaires constatées sur les premières phalanges de cheval et autour de l'implantation des bois sur le crâne du renne.

Les muscles étaient coupés ou détachés avec des éclats de silex avivés transformés en lames ou en racloirs. On peut suivre toutes les traces de ce travail sur les fragments d'os longs de cheval, de renne ou de bœufs qui abondent dans le gisement. Ces marques de décarnisation reflètent tous les mouvements du silex. Ainsi l'action tranchante de l'instrument qui coupait un muscle, un ligament ou une insertion tendineuse, imprimait sur l'os sous-jacent de fines coupures. De même lorsque le silex agissait par le travers, lorsqu'il grattait ou raclait, derrière lui restaient des stries parallèles qui correspondaient aux fines dentelures du tranchant siliceux.

Je pourrai multiplier ces exemples, mais ils ont été déjà longuement étudiés dans mon volume sur l'industrie osseuse.

Il faut reconnaître que les Moustériens supérieurs sont arrivés timidement et par leur propre conception à exécuter certaines pièces de silex que leurs habiles successeurs taillaient couramment. Les lames lancéolées pourvues d'une encoche vers la pointe sont des pièces trouvées à La Quina, quoiqu'étant caractéristiques de l'Aurignacien. Le problème ne se simplifie pas devant ces constatations, puisqu'on tend à admettre que les Moustériens ont disparu devant les

Aurignaciens, sans mélange de race. Toutefois, je ne pense pas que nous soyons assez documentés pour affirmer que les nouveaux arrivants n'ont pas trouvé là une industrie qu'ils ont imitée et perfectionnée.

Quoi qu'il en soit, l'évolution de l'industrie que je signale, celle qui est appropriée à la défense, à la chasse et au dépeçage des animaux n'est pas l'œuvre d'un homme dégradé ou d'une brute comme on l'envisage à tort.

Au-dessous des couches 1 et 2, celles dont j'ai fait un bref exposé stratigraphique et industriel se trouve une puissante assise argilo-sableuse oscillant entre 0^m,20 et 0^m, 60 d'épaisseur, désignée sur la coupe par le n° 3 (fig. 3), elle répond au Moustérien moyen de La Quina.

Ce n'est plus comme précédemment une assise d'effondrement, ni un talus de déjections tombées du haut de la falaise, ni une formation de ruissellement, mais au contraire c'est le dépôt d'un ancien lit de rivière. Le mélange argilo-sableux à fins éléments implique une formation dans des eaux à courant relativement lent; peut-être même a-t-il existé là des lagunes intermittentes.

D'autre part la nature de cette assise 3 a exigé pour son dépôt un régime d'eaux assez profondes.

Les crues aussi entraient en jeu, mais je n'ai pu encore établir leur rôle précis.

C'est donc dans l'eau et dans la vase que les objets tombaient des différentes terrasses au temps du Moustérien moyen.

Déjà à cette époque existaient des phénomènes d'éboulements; nous les trouvons atténués, mais évidents, car les fragments de calcaire non roulés sont fréquents.

Dans cette argile sableuse, l'industrie est plus sommaire que dans la couche 2, elle offre une grande variété de

racloirs ; les pointes n'y sont pas rares, mais elles n'offrent pas encore les échancrures latérales, sortes de barbelures que nous avons trouvées dans la couche supérieure.

L'os, avec des esquilles, est utilisé comme compresseur ou billot, mais les phalanges et les épiphyses inférieures d'humérus de gros animaux ne sont pas encore employées.

Les lissoirs en os font leur apparition, et je pense aussi que certaines esquilles isolées spontanément par la percussion ont servi de poinçons.

Les traces de dépècement sont nombreuses et à peu près identiques à celles signalées dans le Moustérien supérieur.

Les sphéroïdes lithiques travaillés par l'homme sont rares, en revanche les percuteurs naturels en roches éruptives, sortes de galets et de boulets sont très abondants. Les étoilures de chocs et les zones écrasées sont nombreuses, elles se retrouvent sur les arêtes et les points saillants.

L'homme néanderthalien de ce niveau était donc pourvu d'un outillage sommaire, mais ses silex étaient cependant très convenablement taillés.

La matière première ne semble pas provenir de la station elle-même, les nuclei de silex ne sont pas visibles sur la paroi de la falaise ; sur le plateau je n'ai pas rencontré de couches crayeuses dénudées qui auraient pu livrer facilement la matière précieuse de l'époque.

Il est fort probable que la récolte du silex se faisait dans d'autres points de la contrée car les variétés de silex employées font penser à des niveaux crayeux multiples.

Dans ce moustérien moyen j'ai trouvé quelques vestiges humains et particulièrement le squelette H⁵, qui nous occupe dans ce volume. La faune est sensiblement la même que dans les couches supérieures ; le renne domine, puis abondent les ossements de cheval et de deux bœufs, l'un de

forte taille, le *bos primigenius* ; l'autre plus petit, le *bos bison*. Derrière ces quatre espèces inséparables, j'ai trouvé en faible proportion toute une série d'animaux : le Mammouth, un loup de forte taille, la hyène des cavernes, un grand félin, le renard bleu, la marmotte, un grand cerf, l'ours des cavernes, des petits rongeurs, quelques os d'oiseaux dont un vautour.

Cette faune froide ne varie pas pendant toute la durée moustérienne de La Quina et il n'y a pas de faune chaude à la base.

Au-dessous des niveaux signalés précédemment se trouvent, d'une façon non constante, à 5 mètres environ du pied de la falaise, deux formations de rivière. Désignées sous les n^{os} 4 et 5, elles sont constituées la supérieure par du sable à petits éléments sans argile, de couleur jaune claire, l'inférieure un peu plus importante, atteignant même dans certaines poches 60 centimètres d'épaisseur, elle est formée d'un cailloutis et de quelques fragments ne dépassant pas le volume du poing.

Souvent cette couche est fortement imprégnée de manganèse et les silex qu'on y trouve en sont maculés, les os aussi prennent une coloration noire qui pénètre toute leur substance. Cette teinte, qu'il ne faut pas confondre avec celle produite par la calcination, donne à l'examen chimique les réactions caractéristiques.

Ces deux niveaux qui constituent le Moustérien inférieur de La Quina ont une industrie moins compliquée. Les pointes sont plus rares et les racloirs dominant ; cet outillage est cependant de belle facture, mais sa variabilité est inférieure à celles des couches 1, 2 et 3.

Les assises trouvées à la base des couches archéologiques de ce gisement n'offrent pas de transition acheuléenne ; si

quelques pierres retouchées aux deux faces se retrouvent à ce niveau il ne faut pas les confondre avec les véritables *coups de poing*. Tout au contraire ces types acheuléens je les ai retrouvés au Moustérien final. Le *coup de poing* réapparaît à la fin de cette époque, sans avoir existé au début.

Je n'oserai prématurément risquer l'établissement des concordances entre ce gisement et ceux étudiés ailleurs ; lorsqu'un grand nombre de facies locaux sera étudié, et le champ d'investigation est immense, on pourra rechercher l'origine du Moustérien inférieur.

Au-dessous des assises 4 et 5 on constate une importante formation de fragments calcaires, débris irréguliers, plaques souvent volumineuses, sable fin dans les intervalles, cette couche puissante peut se subdiviser en une strate de couleur noire magnétique de 0^m,30 d'épaisseur désignée sous le n° 11. L'autre couche n° 12 mesure 0^m, 40 et l'infiltration ferrugineuse l'a colorée en rouge.

Ces formations sont stériles et semblent limiter les dépôts archéologiques, car les sondages qui les franchissent tombent sur le calcaire turonien très compact.

En rappelant sommairement la stratigraphie du gisement je n'ai eu dans la pensée que d'établir la position géologique du squelette humain qui fait l'objet de ce travail. Il a été trouvé dans le quaternaire moyen, encadré de dépôts intacts et puissants qui sont indemnes de tout remaniement ; il est donc daté géologiquement.

CHAPITRE II

HISTOIRE DE LA DÉCOUVERTE DU SQUELETTE HUMAIN H^s

Pendant plusieurs années de 1905 à 1907 les fouilles de la cote **B** avancèrent lentement; car la tranchée **A** qui livrait d'abondantes et très belles pièces était particulièrement explorée.

Ce n'est qu'en 1908 et 1909 que la côte **B** fut plus énergiquement attaquée; d'énormes déblais provenant surtout de calcaire éboulé étaient transportés en dehors du gisement et servaient à combler un pré humide dans le voisinage.

La formation supérieure (couches **1** et **2**) fut surtout explorée et la couche **3** se trouva ainsi dénudée et transformée en une sorte de terrasse. C'est là qu'ultérieurement le squelette fut trouvé et aucun indice ne pouvait, à cette époque, faire songer à sa présence.

Cependant depuis plusieurs années, j'avais rencontré quatre débris humains; mais les dents, les astragales, le fragment d'occipital et la vertèbre, n'étaient accompagnés d'aucune autre pièce en série anatomique.

Les fouilles se poursuivaient dans cette terrasse B³, sablo-argileuse, de 0^m,60 d'épaisseur, quand le 18 septembre 1911, à la fin de la journée, je trouvai vers la base de la couche

un humérus droit humain privé de son extrémité inférieure (fig. 9).

Il est inutile d'insister sur le moment d'émotion qui accompagna le dégagement de cet os. Je le tendis à Henri MAROT, qui fouillait à côté de moi. Cet ami que nous perdions deux mois après, fut le témoin oculaire de cette trouvaille et en comprit aussitôt toute l'importance.

Cet humérus était tombé dans mes mains en faisant un *abatage*, manœuvre employée parfois dans mes fouilles. Cette manœuvre consiste à introduire la pointe d'une pioche dans la couche mince de sable stérile située en B¹, et a pour but, en appuyant sur le manche de l'instrument, de faire des pesées de bas en haut, à la base de la couche B³, et d'y pratiquer des fissures. Cette méthode permet de recueillir, sans les mutiler, les silex et les ossements.

Après avoir déterminé sur le front de la coupe la position et la hauteur de cet os appartenant au bras, songeant toujours à la possibilité de rencontrer un squelette humain, je pris devant H. MAROT, mes points de repère pour circonscrire à l'intérieur de la couche un crâne virtuel, qu'aucun indice ne trahissait.

Des recherches de quelques minutes me firent tomber sur la région antérieure des deux mâchoires. La fragilité et l'état pulvérulent du maxillaire supérieur firent tomber trois dents entre mes mains. L'une d'elles, la canine, de proportions si considérables, m'aurait fait hésiter pour le diagnostic humain, si elle avait été trouvée isolée ; mais les deux prémolaires, quoique très fortes, étaient plus caractéristiques.

Certain de me trouver en face d'un crâne, je repérai l'arcade sourcilière encore invisible et avec tous les ménagements nécessaires, je ne tardai pas à découvrir la plus

typique, la plus belle des visières d'un Néanderthal. Il n'y



Fig. 9. — Le gisement de La Quina.

Cote B. Emplacement du squelette Homo 5. L'enaille de la couche n° 3 visible au centre de la photographie répond aux travaux nécessités par l'enlèvement du bloc contenant le squelette.

avait plus de doute. Un crâne moustérien était là ; il restait à

prendre toutes les dispositions pour le dégager avec les autres régions du squelette.

La résolution à laquelle je m'arrêtai fut l'enlèvement d'un bloc assez volumineux. La nuit venait, car l'humérus avait été trouvé à 5 heures et demie du soir ; et, jugeant imprudent de remettre au lendemain le travail de dégagement, j'abandonnai l'idée de dissimuler mon travail ou de le protéger, moyens toujours inefficaces ; car chacun sait le sort réservé à ces sortes de trouvailles, si la surveillance n'est pas absolue !

C'est en pleine nuit, éclairé suffisamment, et avec l'aide de mes deux excellents ouvriers, MAZIF et LAUGER, que je creusai les tranchées nécessaires pour limiter et isoler un bloc de 1^m,10 de long, 0^m,65 de large, et 0^m, 60 de haut¹.

Le matériel indispensable pour procéder à ce travail fut amené sans retard sur le terrain ; je protégeai d'abord la région faciale du crâne avec une couche de sciure de bois légèrement humide, et une planche ; entre les deux, je fis couler de l'*alabastrine*, à prise lente.

Quatre planches solides furent ensuite disposées en cadre autour du bloc, et maintenues avec des cordes pour éviter les écartements et les fissures. Le passage du plancher sous le bloc, fut la manœuvre la plus rude. La couche friable menaçait de s'effondrer ; et parfois nous eûmes des moments de crainte.

Enfin vers deux heures du matin, nous avons réussi à passer sous le bloc, une à une et parallèlement, six planches résistantes ; mais cette assise jugée trop instable fut ren-

1. La longueur de 1^m,10 ne correspond pas à la taille d'un squelette ; mais cette mesure était imposée par une coupe antérieure, où, cependant aucun os humain n'avait été trouvé.

forcée dans le sens de la longueur, par une autre assise inférieure composée de trois planches.

A l'aide de rouleaux, nous glissâmes, non sans peine, un grand plateau de bois, pour réunir entre eux les différents plans de soutien posés précédemment. Le bloc était isolé ! Puis avec des cordes et des clous, toutes les pièces qui formaient ce gros caisson furent solidement unies.

Nos efforts, ceux de trois hommes, furent à ce moment insuffisants pour soulever, même de quelques centimètres, une extrémité de cette lourde masse. Le poids devait atteindre 600 kilogrammes !

Nous n'avions plus qu'un moyen pour réussir, c'était d'amener la charrette dans l'intérieur du gisement, de placer l'arrière du véhicule à la hauteur du fardeau, et de l'y pousser à l'aide de rouleaux et de pinces. Quelques terrassements étaient nécessaires, et le courage de mes compagnons ne faiblit pas, malgré la fatigue.

Enfin à 4 heures du matin, le chargement était terminé ; la charrette passait du gisement sur la route ; et nous rentrions à la pointe du jour au Peyrat. La distance de 1 800 mètres fut parcourue au pas, évitant les cahots ; et le nouveau Néanderthal venait prendre place dans le Laboratoire !

Ces détails, aux yeux de beaucoup, sont peut-être superflus avant d'entrer dans la description du squelette ; mais ces souvenirs qui datent de quelques années sont encore si vivants, qu'il me tient à cœur de les conter et de faire connaître l'anxiété et la joie que j'ai éprouvées.

Revenons maintenant sur la position que le squelette occupait dans le sol : Il était situé dans l'épaisse couche sablo-argileuse, variant de 60 à 70 centimètres, entre les cotes A et B, couche n° 3. Il occupait un point à 4^m, 50

sur le trajet de la perpendiculaire menée horizontalement du pied de la falaise ; le crâne à 0^m,25 au-dessus du plan horizontal, formant la base de la couche 3, par conséquent à peu près au tiers inférieur de la couche.

Le squelette était placé horizontalement ; la tête couchée sur le côté droit regardait la vallée ; elle était en amont, et les fragments de membres en aval.

Une traînée d'un brun rougeâtre de fines particules prolongeait sur un mètre environ la région crânienne dans la direction du corps, particularité que je n'avais jamais rencontrée dans le gisement.

Cette sorte de stratification à éléments pulvérulents m'a fait penser aux débris du sternum, des côtes et d'autres régions disparues.

Ce sable argileux contenait des os d'une fragilité si déconcertante que j'ai respecté longtemps certaines parties du bloc espérant une meilleure consolidation.

Autour du squelette et au-dessus, j'ai trouvé plusieurs esquilles d'os longs d'animaux avec des impressions de silex (os utilisés), des racloirs bien taillés et assez grands, des pointes larges à base épaisse et une sphère en calcaire très siliceux de 12 centimètres de diamètre, taille exceptionnelle, exactement ronde et piquée régulièrement.

Au-dessus du squelette, jusqu'à la limite supérieure de la couche 3, le dépôt n'est pas modifié ; dans toute sa hauteur, j'ai observé, sur 0^m,40, la même composition argilo-sableuse à éléments fins et quelques petits fragments de calcaire.

Il ne peut être question ici de sépulture ; la fosse, les dalles, le dispositif intentionnel des silex manquent. D'autre part l'intégrité des couches stratifiées enrobant le squelette dans toutes les directions, au-dessus, au-dessous, sur les côtés, la fine et multiple stratification en petits lits argileux

colorés différemment, écarte la supposition d'une sépulture postérieure au Moustérien.

Nous nous trouvons dans un ancien lit vaseux de la rivière où le creusement d'une fosse aurait été chose impossible ; l'eau en effet à cette époque dépassait le niveau du squelette, puisque les couches de même nature, bien stratifiées, le surmontent sur une épaisseur de 40 centimètres.

D'ailleurs à La Quina tous les ossements humains que j'ai rencontrés, et ils forment aujourd'hui une série appartenant à vingt individus différents, étaient abandonnés soit dans les déjections de la station, soit dans le lit de la rivière sans aucun signe de rite funéraire.

Dans le Moustérien supérieur les ossements tombaient à sec sur le talus, et les fauves pouvaient les bousculer.

Si on prouvait l'existence de sépultures moustériennes, il faudrait admettre chez nos ancêtres une certaine religion. Cette question a été discutée à la *Société Préhistorique* le 28 novembre 1912 à la suite d'une de mes communications sur la position stratigraphique des ossements humains trouvés dans la station de La Quina.

Ce jour-là M. DE PANIAGUA soutenait dans ses argumentations l'hypothèse bien fragile d'échafauds dressés sur le sommet du plateau, où les cadavres attendaient l'œuvre de la putréfaction et de la disjonction des os. Isolés, ces ossements seraient tombés dans la suite au pied de la falaise.

C'est en reproduisant toutes mes constatations, mais en y introduisant la trouvaille de l'échafaud mortuaire que M. DE P. étaié la probabilité des rites funéraires moustériens ; l'argumentation se basait aussi sur la chute des carcasses d'animaux ; or les carcasses sont introuvables !

Ceux qui ont étudié avec moi les couches du gisement

ont vu que la dispersion des ossements est la règle presque absolue.

J'affirme que M. DE P. qui a fouillé deux journées à La Quina, sous ma direction, n'a jamais rencontré une seule carcasse, ni même deux os mitoyens appartenant au même animal. De mon côté, depuis quinze années, sur les milliers, et j'ose dire les millions d'os recueillis, j'ai trouvé seulement une dizaine de groupements osseux en conjonction anatomique : un pied de cheval, quelques vertèbres de *bos*, une articulation du coude appartenant au renne, un tarse du même animal, etc. Autant de pièces qu'on peut considérer comme très rares que je conserve avec soin dans une vitrine spéciale du Laboratoire du Peyrat.

Cette hypothèse que je considère erronée sur la chute des corps au pied de la falaise exigeait une rectification. Il faut admettre seulement que les ossements dispersés d'animaux trouvés dans les couches archéologiques des différents niveaux, proviennent du rejet direct des débris faits volontairement par l'homme du haut des terrasses qu'il habitait, ou bien d'un transport par les pluies ou le ruissellement. Il est certain que les cantonnements de l'époque, établis sur les différents gradins, étaient balayés par les intempéries, et que les objets qu'ils contenaient étaient précipités au pied de la falaise.

Au Moustérien supérieur les objets tombaient sur un talus, tandis qu'au Moustérien moyen et inférieur, les eaux étant plus hautes, les ossements et les silex étaient immergés avant de toucher la vase.

Jusqu'à présent on peut expliquer, à La Quina, la présence des os humains de la façon suivante :

A la période moyenne les corps jetés à l'eau pouvaient dans des conditions favorables ne pas se désagréger comme

nous le voyons pour le squelette H⁵. Toutefois la macération et le transport par le courant de la rivière ont opéré une œuvre de dispersion qui explique les pièces détachées trouvées dans la couche 3. La série comporte deux astragales H¹, H^{1'}, un temporal gauche H¹⁰.

Au Moustérien supérieur, si les cadavres étaient abandonnés sur le plateau ou sur les terrasses, ou bien jetés sur le talus de déjections, il est vraisemblable que les hyènes, dont la présence est constatée, en parcourant ce terrain sec, auraient rencontré ces corps et les auraient déchiquetés. Mais j'ajoute que sur tous ces fragments humains je n'ai pas rencontré de traces de morsures, pas plus que des coups de silex.

La situation du squelette H⁵, dont nous nous occupons ici, élimine toute idée d'ensevelissement volontaire.

Plusieurs causes ont pu présider à la position qu'il occupait dans la couche archéologique.

1° Cet être humain a pu tomber en vie du haut de la falaise, par accident, meurtre, ou autre cause violente.

2° Le corps après la mort a pu être immergé sur place.

3° Il n'est pas impossible que le corps provienne d'un point situé en amont du gisement, à 3 kilomètres au maximum, limite de la vallée, et qu'après avoir flotté il soit venu échouer au point où je l'ai découvert.

Impossible de répondre affirmativement à l'une de ces propositions, toutes sont vraisemblables et appuyées sur des phénomènes géologiques.

Devant ces faits, il ne peut être question d'un enfouissement rituel dans la vase, sous une nappe d'eau.

Si les sépultures moustériennes sont introuvables jusqu'ici à La Quina, il n'en est plus de même en Dordogne et dans la Corrèze ; là des préhistoriens très compétents ont

signalé des fosses avec des squelettes néanderthaliens enfouis et recouverts de dépôts intacts.

Ces constatations sont donc en contradiction avec les miennes. Sans aucune partialité et ne voulant pas contester ces inhumations, puisqu'elles ont été vues et décrites, je pense néanmoins qu'il existait à cette époque d'autres procédés pour faire disparaître les morts.

En admettant la fosse sépulcrale l'homme a pu profiter de quelques dépressions naturelles, où dans les courts moments quand la terre n'était pas gelée, il a pu, avec son médiocre outillage, creuser une modeste fosse.

N'oublions pas que pendant la saison froide les cadavres se décomposaient très lentement et gênaient moins, condition qui ne hâtait pas les inhumations.

Toutes ces suppositions sont bien vagues et les mœurs moustériennes sont encore entourées de beaucoup de mystères.

Mais un fait domine toute la question : la rareté des découvertes de cadavres !

Si les sépultures étaient habituelles dans la race néanderthalienne, elles devraient pulluler, si nous songeons aux nombreux morts de la très longue période moustérienne.

A peine a-t-on trouvé quatre ou cinq fosses en Dordogne, tandis que les débris de Néanderthal, de Canstadt, de Gibraltar, du Moustier, de La Naulette, de Puy-Moyen, etc., n'offraient aucune sépulture. A Spy, les avis sont partagés.

La disparition des corps à cette époque est une question fort complexe, on doit y faire entrer, pour la résoudre, plusieurs facteurs, mais je suppose que l'immersion dans la rivière était souvent la solution choisie.

Mes longues fouilles en Charente ne m'ont livré que des

débris appartenant à *vingt* individus différents et tous étaient privés de sépulture.

Cette digression sur les inhumations était utile pour remettre encore au point les faits qui concernent le gisement charentais, et je tenais à fournir tous les détails relevés sur le terrain au moment de la découverte de l'Homme Fossile de La Quina.

CHAPITRE III

DÉGAGEMENT DU CRANE

Précédemment j'ai signalé le transport du caisson dans le laboratoire du Peyrat, où il fut placé sur un socle résistant et d'une élévation suffisante pour permettre le travail de dégagement dans une attitude commode.

Pendant six jours, avant de commencer le travail, j'attendis un certain degré de dessiccation des os et de la terre, sachant par expérience que les os de ce gisement prenaient une bonne consistance avec le contact de l'air, mais à l'abri du soleil. J'attendis également pendant ce temps l'arrivée de quelques amis et de personnes autorisées par leur science, que j'avais prévenus, mais les circonstances ne permirent ni aux uns ni aux autres de venir en Charente.

Le 24 septembre je me mis au travail, un point de repère marqué préalablement sur le caisson me permettait de retrouver facilement la face du squelette et je pratiquai à son niveau, dans le cadre, une baie assez large pour aborder commodément cette région. Grain à grain, pendant quatre journées entières, à l'aide d'une pince à dissection et d'un pinceau (brosse douce) j'ai retiré la masse enrobante du crâne. Le sable argileux était assez adhérent, mais aucune concrétion ne recouvrait les os. Tous les

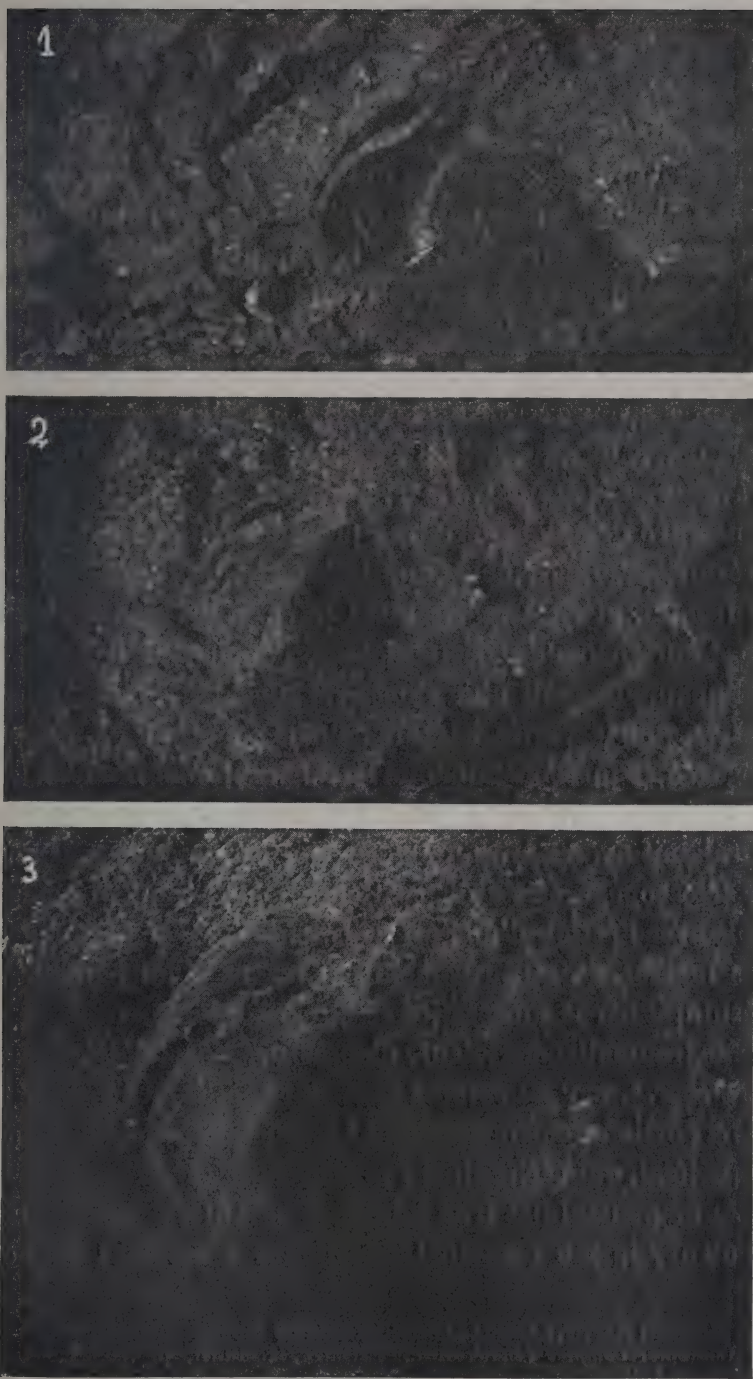


Fig. 10. — *Dégagement du crâne dans le bloc sablo-argileux.*

Travail exécuté dans le laboratoire du Peyrat en septembre 1911. 1, Apparition de l'arcade sourcilière gauche. — 2, Dégagement du frontal et du maxillaire supérieur. — 3, Dégagement plus avancé.

fragments périphériques, os et silex ont été mis de côté séparément et leur position notée.

Des photographies ont été prises de grandeur naturelle à chaque transformation, elles constituent les souvenirs des différentes phases. L'une de ces photographies a été communiquée à l'*Académie des Sciences*, le jour où je prenais date de cette découverte¹.

Après avoir retrouvé l'arcade sourcilière gauche, vue déjà sur le terrain, je la dégageai et je poursuivis le même travail sur le frontal. Le premier chevauchement osseux rencontré demanda certaines précautions ; rien ne faisait prévoir extérieurement une imbrication du pariétal sur le frontal, et c'est précisément le cas qui se présenta. Le bord antérieur du pariétal dentelé finement et très fragile fut néanmoins mis à nu sans dégâts.

Lorsque la partie latérale gauche du crâne fut un peu dégagée, je pus constater que les pièces craniennes n'étaient pas dispersées, mais au contraire emboîtées. Le crâne paraissait avoir subi un écrasement compliqué ; une sorte de télescopage. Cette disposition est parfaitement compatible avec l'action d'une pression lente exercée par le poids des masses de recouvrement sur les os d'un jeune sujet désuturés par la macération.

Le traumatisme violent, d'après ces constatations, doit être écarté, car les sutures sont libres et intactes.

La portion gauche du frontal a sensiblement glissé sous le pariétal, qui cache ainsi son tiers postérieur.

Je ne poussai pas trop loin, en Charente, ce travail méticuleux, je me contentai de libérer seulement le côté

1. M. Henri MARTIN. Sur un squelette humain de l'époque moustérienne trouvé en Charente. *Comptes rendus Acad. Sciences*, t. CLIII, p. 728. Séance du 16 octobre 1911.

gauche, et d'entrevoir les pièces pariétales droites et l'occipital fragmentés. Cela me suffisait pour avoir la certitude que la pièce ménageait un gros intérêt scientifique.

Tel était le point de dégagement effectué au Peyrat à la fin du mois de septembre 1911, époque à laquelle, après les vacances, il fallait regagner Paris.

Une partie du bloc, celle qui contenait le crâne se trouvait limitée par une fissure intéressant le tiers inférieur de l'humérus gauche, cette face du bloc, ainsi que les autres, sauf l'inférieure, furent régularisées pour éviter un poids trop considérable et faciliter ainsi l'emballage.

Les os visibles étaient déjà secs et je les imbibai à plusieurs reprises, au pinceau, d'une mixture m'ayant toujours donné de bons résultats, se composant de : essence de térébenthine un litre, cire jaune 30 grammes et paraffine 10 grammes.

La partie inférieure du bloc sablo-argileux, celle qui ne contenait aucun os, fut silicatée.

Une caisse spéciale fut confectionnée avec toute la solidité désirable, elle comprenait trois panneaux à charnières, celui du couvercle, de la face antérieure et du côté droit. Le fond de la caisse pouvait loger une planchette indépendante. Cette planchette fut recouverte d'une couche de cire fondue et le crâne, encore inclus dans la terre, y fut déposé. Toutes les irrégularités de la face inférieure de la masse archéologique se moulèrent sur la cire et l'adhérence, après refroidissement, fut excellente. La planchette et sa charge furent posées et vissées au fond de la boîte. Le crâne pouvait ainsi voyager sans risques, d'autant plus que tous les vides de la boîte furent bourrés avec de l'ouate.

Dans le laboratoire de Paris le dégagement se poursuivit

activement, mon beau-frère, le D^r Louis OVION, y travailla avec moi plusieurs journées et déploya toute son habileté de chirurgien à libérer quelques fragments.

La terre très adhérente sur les os et ceux-ci parfois délicats et pulvérulents rendaient ce travail fort pénible ; vers le milieu d'octobre 1911, tout le plan superficiel gauche était apparent et plusieurs caractères néanderthaliens étaient parfaitement visibles. Je pensai qu'il serait intéressant de présenter ce crâne au monde savant dans sa position archéologique *in situ*. Une première communication fut faite à cette époque à l'*Académie des Sciences*, et quelques jours après, le 26 octobre 1911, je présentai ce crâne à la *Société Préhistorique française* ; à peu près à la même époque j'apportai la pièce à l'*École d'Anthropologie*, le jour où M. Adrien DE MORTILLET ouvrait son cours.

Parmi les documents réunis à cette époque, il faut signaler une photographie en couleurs exécutée par M. COURTELLEMONT, le très habile artiste.

A ce moment le crâne offrait des caractères sur lesquels je dois revenir. La moitié gauche du frontal, à peu près dans son tiers postérieur, passait sous le pariétal du même côté. Ce pariétal entièrement découvert présentait une fracture en étoile qui déterminait quatre grands fragments occupant les 2/5 postérieurs de l'os ; ces fragments ne suivaient plus la courbure de l'os, ils étaient redressés et se rapprochaient du plan horizontal. Ce traumatisme semble bien correspondre à une pression de haut en bas exercée vers le centre du pariétal, suivie d'une fissuration en étoile. Le bord antérieur de cet os et ses dentelures sont bien conservés.

Le pariétal droit est plus difficile à interpréter ; il forme une sorte de coupe à nombreux fragments peu déplacés où



Fig. 41. — *Dégagement du crâne.*

Fragmentation et télescopage des os. Humérus et omoplate gauches en place.

reposent presque tous les os du crâne, qui sont fracturés, relevés ou télescopés.

Le bord antérieur du pariétal se trouve un peu en arrière de l'arcade sourcilière à 2 centimètres environ ; il est divisé en fragments et l'effet de la fracture est assez curieux, car on constate 10 morceaux rectangulaires presque semblables, formant deux séries parallèles, d'avant en arrière, le grand côté du rectangle tombant perpendiculairement sur la suture pariétale. Cette disposition n'a aucun rapport avec les fractures pathologiques sur le vivant, même par écrasement, puisqu'on les voit accompagnées de longues fissures qui se propagent à la base du crâne et intéressent fréquemment le rocher. L'aspect ici est tout différent et il faut invoquer un autre mode de traumatisme : le *post-mortem*.

D'après la position du corps, la tête reposait sur le côté droit, elle a dû se fixer ainsi dès le premier contact avec la vase de la rivière.

Après la dissociation des tissus mous et l'apport des couches de recouvrement, la pression a fait éclater, comme nous l'avons vu, le pariétal gauche directement comprimé et la pression se transmettant au pariétal droit, normalement à sa concavité, produisait un éclatement différent, avec léger évasement des fragments.

Tous les os du côté gauche ont subi un déplacement d'avant en arrière, et la poussée qui l'a produit semble s'être exercée sur la face. C'est pourquoi j'ai retrouvé l'arcade sourcilière droite, séparée avec un fragment de frontal, dans une position plus antérieure que la gauche.

L'explication du traumatisme n'est pas aisée, la face regardait le milieu de la rivière, elle ne pouvait vraisemblablement recevoir directement le choc des pierres entraî-

nées par le courant, d'ailleurs elles étaient, dans le voisinage du squelette, peu nombreuses et petites.

N'oublions pas que le courant était lent puisque les dépôts sont vaseux. On peut incriminer l'action lente et progressive des dépôts successivement entassés sur ce squelette et peut-être aussi le poids de quelques pierres.

Quoi qu'il en soit une énergique pression a agi sur le cadavre et nous en avons vu les effets destructifs.

Le temporal gauche est très déplacé, il a fait une révolution de 90 degrés sur son axe longitudinal, de telle sorte que l'écaille se trouve dans un plan vertical; cet os semble avoir suivi l'effondrement de l'occipital.

La pression de dehors en dedans a encore fragmenté l'occipital en de nombreux morceaux; la région sus-inienne cloisonne en arrière la masse des débris craniens en laissant dépasser de 2 centimètres le bord lambdoïdien gauche et ses dentelures intactes. La portion sus-inienne, pliée et fracturée à angle droit sur la précédente, se trouve dans l'orientation du temporal déjà déplacé, et cloisonne en dessous ce crâne mutilé.

Le maxillaire supérieur gauche porte cinq dents : I^3 , C , PM^1 , PM^2 , M^1 . Lui aussi est déplacé et fracturé, il a subi l'entraînement et le refoulement vers le centre du crâne au moment de l'effondrement de la face.

La portion d'arcade dentaire est cependant en contact avec la région correspondante du maxillaire inférieur; les dents toutefois ne coïncident pas exactement: la PM^1 supérieure répond à l'intervalle de PM^2 et M^1 inférieures.

Le maxillaire inférieur est brisé au niveau de la symphyse, sa branche gauche porte cinq dents : C , PM^1 , PM^2 , M^1 et M^2 . Ce fragment comprend donc une grande partie de la branche horizontale et la fracture la sépare de la

branche montante que nous retrouverons plus profondément dans le bloc.

Dans l'intervalle compris d'une part entre le temporal gauche redressé et la partie postérieure du fragment mandibulaire, siégeait un fragment de calcaire relativement gros, car sa taille atteignait le volume d'un œuf de poule. Ce corps étranger n'a pas été sans jouer son rôle au moment de la fracture de cette région qui correspond à la fosse zygomatique. Cette pierre n'a pu pénétrer en pareil lieu qu'après une macération avancée du corps, lorsque le muscle crotaphite, disparu ou très ramolli, avait laissé un vide.

On voit encore sur le bloc l'humérus gauche fragmenté vers son quart inférieur, la tête est en mauvais état car le tissu spongieux, comme ailleurs, a offert une médiocre résistance à toutes les causes de violence, d'autant plus que le sujet était jeune.

Le bord externe et mousse de l'omoplate gauche apparaît et la clavicule du même côté se retrouve, mais bien fendillée.

Tout autour du crâne j'ai retrouvé des os étrangers au squelette humain, ce sont principalement des esquilles d'os longs de gros animaux fixés dans l'argile dans des positions variables, quelques-uns portent des marques de décarisation.

Sur les côtés du bloc argileux pointaient les deux fémurs, ils ont été dégagés sur place, leur intégrité laisse à désirer surtout du côté des épiphyses.

L'un de ces fémurs, découvert dans la nuit du 18 septembre, pendant la taille du bloc, fut placé dans une haie qui borde le gisement.

Fatigué par dix heures de travail et quel travail ! je l'y oubliai.

Heureusement le lendemain je le retrouvai dans le gisement qui est enclos. Mais ce moment d'inattention a frôlé des conséquences graves.

DÉGAGEMENT DES FRAGMENTS ET RECONSTITUTION DU CRANE

Vers le 15 novembre 1911 j'isolai la partie antérieure du pariétal gauche qui recouvrait le tiers postérieur du frontal; ce fragment apparaissait au premier plan, il se prêtait donc au meilleur départ pour l'isolement de ces nombreux débris. L'argile sableuse formait un ciment compact autour de l'os.

Mais avec quelques gouttes d'eau déposées au pinceau, le ramollissement fut suffisant pour détacher la pièce en évitant toute pesée.

Pour ce fragment, comme pour tous les autres une fois extraits de la gangue, j'enlevai à la loupe les moindres grains de sable logés dans les denticules des sutures. Puis après sa dessiccation complète, je procédai à une immersion de quelques minutes dans le liquide conservateur à base de cire.

La fragilité des os exige une consolidation indispensable, et la méthode que j'ai employée semble donner une conservation durable, car la cire entraînée dans les moindres pores par la térébenthine offre une sécurité autrement grande que la gélatine putrescible.

Cependant la pulvérulence des os ne peut être vaincue par ce procédé et le silicate devient nécessaire.

Indépendamment des photographies j'ai pris de nombreux croquis avec des détails et des observations que l'objectif ne pouvait enregistrer. Ces croquis ont été du plus grand secours lors de la reconstitution. Tous les fragments por-

taient un numéro d'ordre reporté sur le croquis et pour ne citer qu'un exemple, celui du pariétal droit, chacun de ses éléments rectangulaires, parallèles et bi-sériés était coté et son orientation vers la suture pariétale était indiquée par une flèche.

Les mêmes précautions ont été prises pour l'occipital, d'une fragilité plus grande et d'un morcellement plus prononcé dans sa région inférieure.

Lorsque les principaux os appartenant au côté gauche furent enlevés, l'intérieur du crâne se présenta comme une masse ovoïde, gris verdâtre.

De nombreuses esquilles étrangères à l'homme s'y montraient, mais toutes étaient d'un faible volume. Le mode de remplissage de ce crâne à cavité réduite par son aplatissement est complexe, mais il est probable que les eaux ont fait pénétrer l'argile sableuse, les esquilles et même une incisive de renne par la brèche qui existait au niveau de la fosse temporale gauche.

Dans l'intérieur du crâne, j'ai retrouvé une grosse molaire, M³ supérieure gauche.

Dans la région aplatie correspondant au sphénoïde, existait une véritable bouillie osseuse, tous les débris ont été cependant dégagés un à un et conservés, mais ils défient toute restauration utile à la science.

L'intérieur du crâne fut complètement vidé et une grande coupe oblongue apparut formée des fragmentations rectangulaires du pariétal droit et du temporal voisin. Dans les débris utiles j'avais rencontré les deux condyles occipitaux et trois fragments du sphénoïde, ceux qui plus massifs avaient résisté et s'articulaient avec le temporal et le frontal.

En dehors du crâne je retrouvai heureusement l'arcade

sourcilière droite avec sa portion frontale; dans le traumatisme archéologique cette région fracturée avait glissé dans le plan le plus inférieur du dépôt, mais à peu près sur la verticale de sa position d'immersion.

Poursuivant le travail du côté de la face je libérai le maxillaire inférieur gauche et trouvai dans un plan plus profond l'autre branche parallèlement disposée à la première et distante de 4 centimètres environ. La fracture de la symphyse mentonnière est donc expliquée, car le rapprochement des deux branches a exigé une forte pression sur le maxillaire gauche, précisément celui qui était découvert dans le *décubitus latéral droit* du cadavre.

La branche montante séparée de l'horizontale était refoulée dans la fosse zygomatique; elle avait subi un déplacement notable en inclinant profondément son angle inféro-postérieur et en redressant son bord supérieur. Cette rupture vers le niveau de la M³ indique un traumatisme puissant, car le maxillaire, de parois épaisses en cette région, offre une grande résistance. Le choc n'est probablement pas la cause de cette fracture et n'ayant pas trouvé de contusions osseuses nettes en ce point, je pense qu'il faut admettre une pression énergique. Ainsi s'expliquent les ruptures des pièces suspendues et des fissures accompagnées d'éclatements sur les os calés et appuyés sur un lit relativement souple, puisqu'il était constitué d'argile sableuse.

Néanmoins une cavité buccale existait, quoique réduite et de forme anormale, en effet le maxillaire supérieur gauche était soulevé et refoulé vers le frontal. L'orbite ouverte en bas recevait la branche montante du maxillaire et l'inclinaison de cet os soulevait l'arcade dentaire gauche, tandis que la droite restait à peu près en place.

La bouche était donc entr'ouverte, et l'orifice avait per-

mis la pénétration d'une pierre de quelques centimètres de côté et aussi d'une vertèbre cervicale, la sixième. La migration de cet os est intéressante et compliquée, car elle n'a pu se produire qu'après la putréfaction et par une poussée horizontale; le trajet parcouru peut être estimé à 9 centimètres.

Il faut noter que cette vertèbre a doublé la position de l'atlas et de l'axis qui ont été retrouvés fragmentés, non pas sous l'occipital dans sa position de fracture, mais dans leur situation anatomique à peu près respective.

Progressivement tous les os du crâne furent enlevés et il ne resta plus sur le bloc que la branche maxillaire droite inférieure et les deux maxillaires supérieurs accolés et fracturés. Leur isolement ne se fit pas sans peine.

La sixième vertèbre cervicale anormalement placée dans la bouche fut libérée en plusieurs fragments.

La mandibule droite fut le dernier débris de la tête qui resta inclus dans le bloc.

Pendant les phases antérieures du dégagement j'avais mis en sécurité l'apophyse coronoïde qui s'était séparée au niveau d'une fissure ancienne.

La branche horizontale de la mandibule droite particulièrement morcelée, exigea beaucoup d'attention dans le repérage de ses fragments; chacun d'eux, après isolement, fut placé sur un nouveau lit, fait de terre à modeler, où tous occupaient la position de fracture; ces petits débris étaient ensuite numérotés, séchés, imbibés et rapprochés.

Tous les morceaux appartenant vraisemblablement à un même os ont été placés par groupes dans de petits casiers, puis juxtaposés et collés.

La substance adhérente a varié suivant les régions; ainsi les fragments d'un même os ont été réunis avec une colle

plus résistante, à base de gomme laque ; certains ont été traités avec de la gomme arabique et de l'alabastrine. D'autre part, les os entiers restaurés ont été juxtaposés à l'aide d'un ciment élastique, à base de gutta-percha et de xylol ; ce procédé était utile, car il permettait une certaine mobilité au niveau des sutures et donnait le jeu nécessaire à l'adjonction des autres fragments qui venaient successivement compléter la boîte crânienne.

Pour reconstituer le crâne j'ai uni d'abord les deux pariétaux à l'aide de bandelettes caoutchoutées et coulé dans la suture sagittale de la gutta-percha. Déposant alors ce premier fragment de calotte sur une coiffe en carton rembourrée, j'ajustai de la même façon le frontal, dont les deux parties avaient été unies. La région glabellaire malheureusement avait été traversée par une fracture ancienne, mais ses débris existaient, je les ai retrouvés en partie dans le sinus frontal.

L'occipital montra dans sa région inférieure de grosses difficultés de réfection, car entre le trou occipital et la ligne courbe inférieure, la faiblesse de la paroi osseuse favorisa la multiplicité des débris. La tentative de réparation autour des condyles fut non pas impossible mais très délicate ; toutefois un point de contact certain m'a permis de rétablir l'assemblage d'une partie de la base du crâne et de ne pas m'écarter de la réalité.

Les temporaux, en très bon état, furent facilement mis en place. Les os malaires après leur union au frontal ont été orientés, grâce à leur apophyse zygomatique, dans la direction de l'apophyse du même nom émergeant du temporal.

Quelques fragments du sphénoïde, assez résistants, principalement ceux de la base des grandes ailes, ont pu trou-

ver leurs points de position avec le temporal et l'occipital. Mais combien d'autres débris resteront pulvérisés, car ce serait un jeu de patience bien long et surtout inutile que de tenter une pareille restauration. J'estime qu'on emploierait mieux son temps en le consacrant à la recherche d'un autre squelette.

Les vertèbres cervicales sont assez bien représentées; l'atlas a été retrouvé en plusieurs morceaux ainsi que l'axis à l'intérieur du crâne non loin des condyles occipitaux.

Les vertèbres cervicales 3, 4 et 5 ont franchi aussi l'occipital, et la cinquième particulièrement s'est logée, en plusieurs débris, contre le rocher gauche. La sixième, comme je l'ai indiqué, se trouvait dans la région buccale.

Si j'ai insisté sur la position de tous ces fragments, c'est pour démontrer l'action d'une poussée qui s'est exercée sur tous les côtés du crâne; en effet nous retrouvons la face défoncée, les mandibules rapprochées, les os du crâne emboîtés, l'occipital refoulé, les vertèbres cervicales en migration dans la boîte cranienne et dans la bouche. Tous ces déplacements répondent donc à une poussée vers le centre du crâne.

*
* * *

• La clavicule et l'omoplate gauches sont en assez mauvais état, la clavicule a pivoté sur son extrémité externe d'un quart de cercle, en prenant une position longitudinale et parallèle au bord externe de l'omoplate. Ces os offrent une fragmentation telle que j'ai cru plus prudent de les laisser dans la gangue, ainsi que certaines traînées brunâtres et poussiéreuses répondant à des côtes.

J'ai déjà signalé la présence des humérus et des fémurs

retrouvés dans le bloc, nous examinerons leurs mutilations au moment de leur description.

L'énumération ci-dessus des os déterminables nous offre de grands vides dans le squelette, car j'ai voulu éviter la restauration de minimes débris qui en auraient augmenté le nombre, mais qui n'auraient pas donné de résultats valables pour l'étude. De telles reconstructions doivent être mises au rang des pièces truquées et indignes de la science.

Nous devons conserver nos documents paléontologiques humains avec toutes leurs lacunes et ne pas y faire de restaurations imprudentes; je pense que l'Homme fossile de La Quina ne sera pas exposé à ces critiques et qu'il occupera dignement au Museum la place que j'ai sollicitée pour lui.

CHAPITRE IV

ASPECT GÉNÉRAL DE LA TÊTE

Lorsque le crâne, en partie reconstitué, prit une allure où les lignes et les principaux caractères étaient visibles, je jugeai qu'il était opportun de le présenter à une société savante. Je fis une communication, avec la pièce elle-même, à la *Société Préhistorique Française*, le 27 juin 1912.

Les principales descriptions de crânes néanderthaliens que nous connaissons déjà, entre autres celle de Spy par FRAIPONT et LOHEST en 1886 et celle de La Chapelle aux Saints par M. BOULE¹ peuvent dans leurs grandes lignes s'appliquer à l'Homme fossile de La Quina. Évidemment cette pièce n'est pas exactement superposable aux précédentes, mais ses caractères généraux sont assez voisins.

Nous verrons que ses indices lui donnent une infériorité remarquable; ils relèvent du sexe, de l'âge, mais aussi peut-être d'une race ayant vécu à une époque fort reculée dans le Moustérien.

Le crâne répond à un ovoïde; le gros pôle forme l'occiput et le petit correspond à l'intervalle oculaire (région glabellaire). Le front est barré inférieurement d'un bourrelet très proéminent occupant transversalement la région sus-orbitaire, il s'exagère au centre et au-dessus de la racine

1. M. BOULE. L'homme fossile de La Chapelle aux Saints. *Annales de Paléontologie*, 1911-1913.

du nez. Cette hypertrophie des arcades sourcilières se retrouve ici avec toute l'intensité connue dans les *visières* néanderthaliennes.



Fig. 12. — *Crâne reconstitué.*

Le condyle de la mâchoire inférieure repose dans la cavité glénoïde du temporal et les dents du maxillaire supérieur s'articulent avec celles du maxillaire inférieur. La position de la face est donc anatomiquement exacte.

La région frontale est aplatie de haut en bas et rétrécie latéralement, ce qui rend le front fuyant.

Les pariétaux et l'occipital suivent le mouvement d'élongation du crâne, d'autre part l'occipital est renflé dans sa région postérieure et aplati sur sa face inférieure. Ces deux caractères, allongement et aplatissement, font dire que ce crâne est dolico-platicéphale.

En somme cette boîte cranienne a obéi dans son développement à un travail d'élongation qui se retrouve sur toutes ses pièces.

Latéralement la boîte est fermée par les temporaux peu élevés mais trapus. La fosse temporale est profonde et l'arcade zygomatique qui la limite en dehors est d'assez fortes proportions. Le trou auditif n'occupe pas encore la position arrêtée par l'*Homo sapiens*, il est relativement haut et dans le prolongement de l'arcade zygomatique comme chez les anthropoïdes.

L'apophyse mastoïde est petite. La face est réduite aux malaires qui sont aplatis et aux maxillaires.

La mâchoire supérieure indique un certain prognatisme, sa hauteur est accentuée, sa surface est à peu près lisse et la fosse canine manque.

Le maxillaire inférieur est d'une puissance remarquable, la branche montante est très large, la branche horizontale est épaisse et la région symphysienne brisée à droite de la ligne médiane, donne très nettement le profil d'un menton fuyant.

La dentition est fort bien représentée sauf pour les incisives dont deux seulement existent. La puissance de la denture, surtout celle des canines, atteint un degré exceptionnel de nos jours.

Toutes les dents dénotent une mastication active et le sujet, quoique jeune, avait déjà usé le tiers de la couronne de ses dents.

Les os du nez n'ont pu être rétablis avec certitude.

Tels sont en quelques mots les grands caractères de ce crâne fossile, dont j'exposerai plus loin une à une les parties constituantes.

LE FRONTAL.

Le frontal, sans perdre son aspect de coquille de *Pecten* que les anciens anatomistes lui ont donné, se distingue nettement par son bord antérieur des frontaux modernes.

Sa longueur nasio-bregmatique est de 118 millimètres.

Si on compare ce chiffre avec ceux que donne la même mensuration prise sur différents types actuels on voit qu'il se rapproche des plus faibles numéros de la série. D'ailleurs il faut tenir compte que notre frontal ne semble pas allongé, et que la susdite dimension ne vient à ce rang que par l'addition du torus.

Au lieu de prendre la mensuration en dehors, prenons-la à l'intérieur du crâne, sur la ligne médiane qui s'étend du pied antérieur de l'apophyse *crista-galli* au bregma interne; l'écart est alors très notable entre ce néanderthalien et les races modernes.

En effet la mesure interne supprime le relief du torus et la différence des mensurations (externe et interne) exprime exactement la valeur de sa saillie.

	NASIO-BREG. extérieure.	NASIO-BREG. intérieure.	VALEUR du torus.
Femme bretonne.	115	?	?
Français.	128	110	18
Français.	118	102	16
Nègre	122,5	113	9,5
Iles Salomon (crâne n° 2)	133	?	?
La Quina (H ³)	118	90	28

Ce tableau est très incomplet, car je n'ai pas voulu scier les pièces importantes de ma collection, mais il pourra servir ultérieurement de cadre à d'autres recherches.

En effet la méthode exige un crâne ouvert, condition assez fréquente sur les crânes fossiles avant leur reconstitution.

L'apophyse *crista-galli*, os assez résistant, peut se retrouver sur un ancien crâne, ou tout au moins on peut en déterminer le pied, grâce au *trou borgne* qui le limite en avant.

Le pied de cette apophyse correspond sensiblement en dehors au point classique, le *nasion*.

Une autre mesure intéressante à signaler est celle du *ptérion* au *bregma*; elle donne ici 115 millimètres, tandis que chez nos deux types français de comparaison on relève 120.

Les apophyses orbitaires externes élargissant la région antérieure du frontal au point que le diamètre transversal donne en cette région 11 centimètres d'une apophyse à l'autre, cette mesure s'intercale de la façon suivante dans la série de comparaison :

Breton	9,8
Nègre.	10,2
Chinois.	10,7
Arabe.	10,8
Iles Salomon.	10,9
La Quina H ³	11
Néanderthal (moulage).	12,7
Spy 1 et 2 (moulages)	12,25
Gorille (mâle de forte taille)	14

Si nous prenons à l'intérieur du crâne une mesure transversale dans la région correspondante, celle qui répond à l'écartement des deux ptériens internes, l'écart est très marqué puisque La Quina nous donne 7^{cm},2 et qu'un arabe accuse 8^{cm},8.

La saillie latérale externe des orbites est donc exprimée

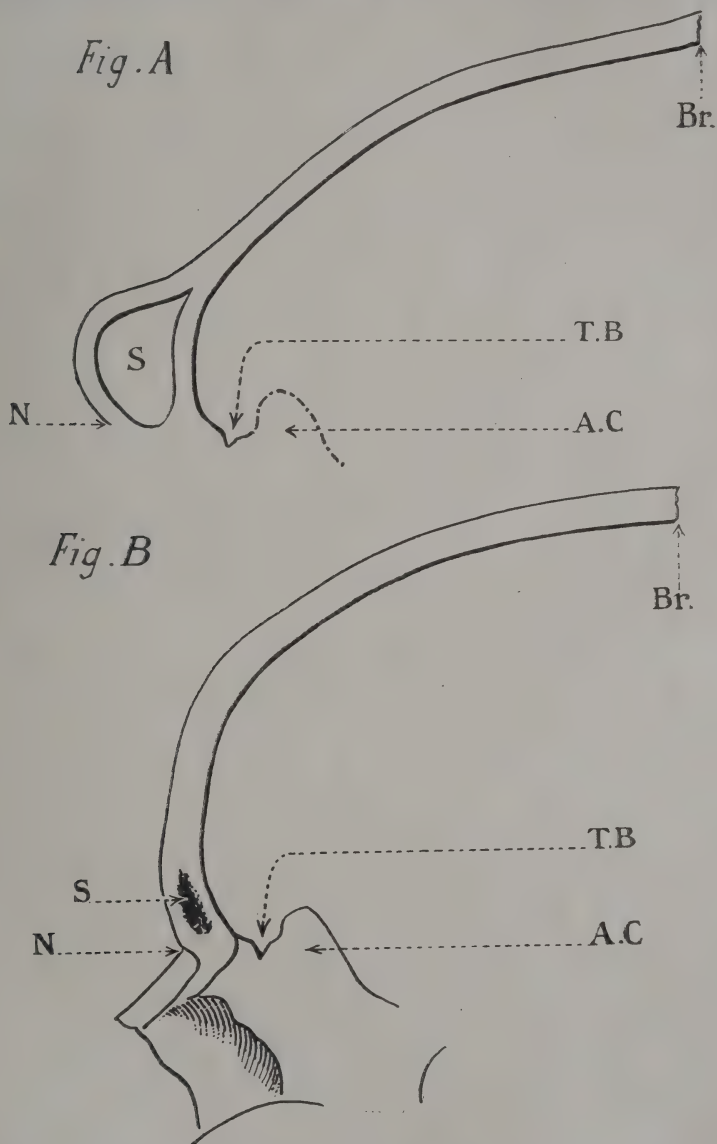


Fig. 13. — Coupe demi-schématique du crâne de La Quina A et d'un crâne de français moderne B. Ces figures permettent de suivre les mensurations.

N. Nasion. — Br. Bregma. — AC. Apophyse crista-galli. — TB. Trou borgne.
S. Sinus frontal.

par rapport au diamètre cérébral transversal correspondant par :

La Quina 44 — 7,2	3,8
Arabe 40,8 — 8,8	2

Nous avons vu qu'on pouvait diviser la face externe du frontal en deux régions bien distinctes ; le bandeau sourcilier et l'écaillé.

Le bandeau sourcilier ou crête transversale est ici particulièrement accentué, on le nomme aussi visière, expression très juste employée par les premiers anatomistes qui ont étudié ces crânes primitifs.

Cette crête s'étend d'une apophyse orbitaire externe à l'autre, elle comprend les arcades sourcilières et la région centrale ou glabellaire.

La glabelle est très saillante et dépasse le plan des arcades proprement dit, et la proéminence occupe l'espace compris entre les deux échancrures sus-orbitaires, région qui précisément renferme de spacieux sinus frontaux. On nomme aussi cette visière sus-orbitaire le *torus frontalis*.

De chaque côté les arcades sourcilières se projettent saillantes, épaisses, très dégagées, couvrant solidement la partie supérieure et antérieure de l'orbite.

En dehors, le bourrelet aboutit aux apophyses orbitaires externes. Ces apophyses sont également très développées et de proportions inconnues dans les races modernes. Le bord supérieur de l'orbite est régulièrement arrondi et non tranchant, mais en outre il est saillant et forme une ligne de démarcation nette avec le plan supérieur de la cavité orbitaire relativement aplati. L'échancrure sus-orbitaire est bien indiquée à gauche et très atténuée à droite. Il existe à ce niveau des perforations asymétriques. A gauche, c'est

un véritable canal osseux qui traverse de haut en bas la saillie du bourrelet; cette perforation, quand elle existe chez nous, livre passage au nerf frontal externe ou sus-orbitaire. Du côté droit, au niveau de l'échancrure sus-orbitaire, l'arcade est perforée de haut en bas par deux petits canaux jumelés, ils aboutissent à un canal unique sur la voûte orbitaire, là une gouttière les reçoit, elle est assez large, dirigée d'avant en arrière et sa concavité regarde en dedans.

KRAUSE a étudié ces canaux osseux sur l'homme actuel et il reconnaît là le passage, non constant, de l'artère frontale interne.

D'autres petites perforations, probablement vasculaires, existent encore sur le relief des arcades.

Toute la surface de la visière frontale est chagrinée, comme vermiculée, ces impressions visibles à l'œil nu, correspondent aux insertions des muscles sourciliers et frontaux, les premiers devaient avoir un développement important, si on évalue leur puissance à l'étendue de leurs insertions.

On sait que leur contraction rapproche les sourcils vers la région médiane du front; la puissance de ces muscles donnait probablement à l'homme néanderthalien un jeu de physionomie particulier.

Les proportions considérables des arcades orbitaires n'ont pas jusqu'à présent été exprimées en chiffres, et il n'est pas aisé de dire si leur saillie chez un type est plus ou moins forte que chez l'autre. Les moyens de mensurations manquent actuellement. J'ai tenté d'employer la méthode suivante pour y arriver :

Je prends deux lignes, l'une à l'extérieur, l'autre à l'intérieur du crâne et j'en cherche la différence. Cette diffé-

rence exprime la valeur de la saillie (fig. 14, **A** et **B**).

Pour obtenir la ligne externe on détermine le point médian du bord inférieur de l'arcade, puis par une ligne antéro-postérieure, on réunit ce point, en doublant l'arcade, à la suture coronale, en se tenant parallèlement à la ligne métopique.

La ligne interne se prend en déterminant un point situé dans l'angle formé par la voûte orbitaire et la partie antérieure de la fosse cérébrale, en opposition exacte avec le point externe (fig. 14, **B**, y'). Puis on unit ce point interne à la suture coronale dans le plan antéro-postérieur. Cette ligne interne est la projection de la ligne externe déterminée précédemment.

Les mesures obtenues m'ont donné :

	LIGNE extérieure.	LIGNE intérieure.	DIFFÉRENCE
La Quina	9,6	7,2	2,4
Français modernes	11	9,6	1,4

Par ce procédé j'ai tenté d'exprimer en chiffres la valeur de l'arcade sourcilière néanderthaliennne, et je trouve 24 millimètres de saillie, tandis que chez le Français moderne, j'ai trouvé sur une moyenne de quatre individus, une valeur de 14 millimètres.

Le procédé qui consiste à superposer les profils obtenus par la stéréographie ou la photographie ne donne qu'une précision relative, il frappe l'œil mais n'exprime pas de chiffres. Je reviendrai sur cette question dans l'étude du profil du crâne.

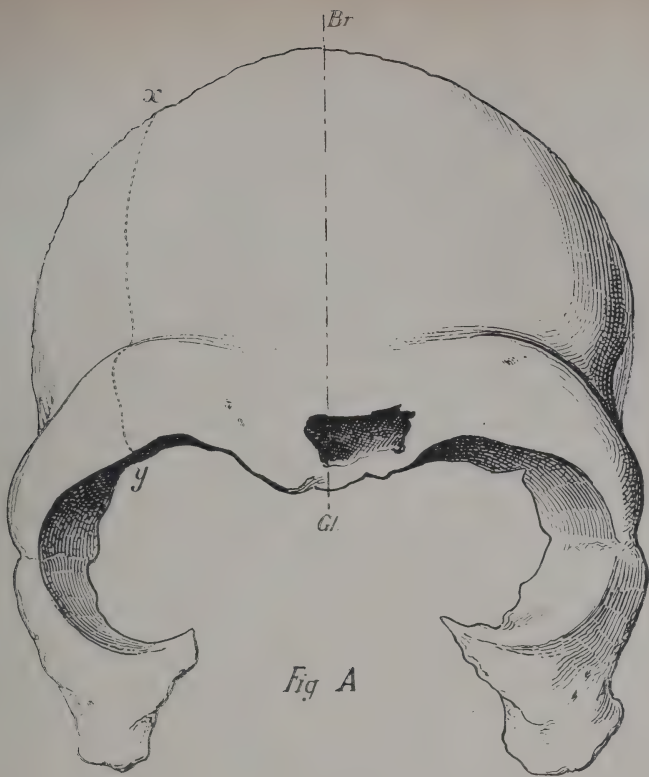


Fig. A

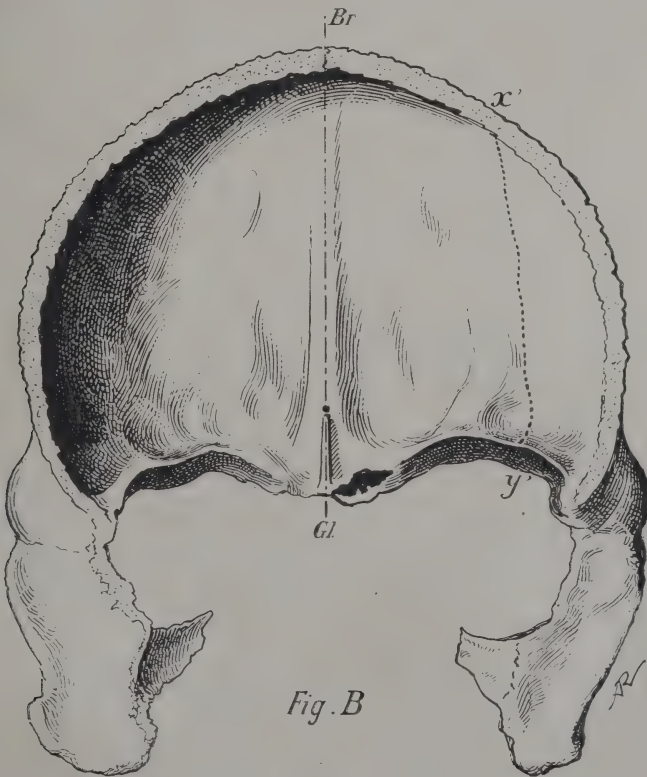


Fig. B

Fig. 14. — Crâne de La Quina. Frontal.

A. Face externe. — B, Face interne. — Br. Bregma. — Gl. Glabellle. — XY. Ligne parallèle à Br. Cl. passant par le maximum de la saillie orbitaire. — X'Y'. Même ligne prise à la face interne du frontal.

A la région du *torus frontalis* fort développée, répondent des sinus frontaux assez volumineux. FRAIPONT et LOHEST les avaient déjà parfaitement étudiés sur les crânes de Spy. Les sinus du crâne de La Quina se prêtent à certaines mensurations, car une fracture intéresse la région sinusienne des deux côtés et permet d'explorer les cavités.

Les parois osseuses qui limitent ces sinus en avant, en arrière, en haut et sur le plan médian, offrent une épaisseur qui oscille autour de un millimètre et demi, sauf au niveau de la glabelle où j'ai trouvé deux millimètres. La forme de chaque sinus est irrégulièrement prismatique, avec base appuyée sur la cloison médiane.

Les dimensions du sinus gauche sont à peu près les suivantes : hauteur contre la cloison médiane, 32 millimètres, largeur, 40 millimètres, diamètre antéro-postérieur maximum, 16 millimètres. Le sinus droit est plus réduit.

De petites cloisons, incomplètes, divisent chaque sinus en cellules secondaires de volumes inégaux, les plus grosses cellules se rapprochant de la cloison médiane.

Le cubage de ces cavités a été obtenu par la méthode du mercure, j'ai trouvé 11 centimètres cubes pour les deux sinus ; la même mensuration sur plusieurs Européens modernes m'a donné une moyenne de 8 centimètres cubes.

Les sinus frontaux modernes sont de capacité et de forme très variables, puisqu'on les a vus se prolonger dans toute l'étendue des arcades sourcilières, il est donc difficile d'établir ici des comparaisons.

Toutefois constatons que chez ce Néanderthalien les sinus ont un fort développement.

Ces cavités ne sont pas comparables à celles des anthropoïdes, chez lesquels on croit généralement à leur réduction ; toutefois le gorille possède de grosses cellules ethmoï-

dales qui se prolongent de chaque côté dans la direction du centre sourcilier en formant deux vastes cavités séparées par une cloison.

Ce double sinus reste éloigné du bord de l'arcade et le bourrelet conserve toute sa puissance osseuse, car dans le point le plus mince, il a 7 millimètres d'épaisseur, alors que chez notre Néanderthalien la paroi dépasse peu un millimètre.

Chez le gorille, le sinus occupe la région supéro-interne de l'orbite, tandis que chez notre sujet il est essentiellement supra-orbitaire.

Entre la région supérieure du frontal, qu'on peut dénommer écaille, comme les anciens anatomistes, et la visière préfrontale proéminente, se trouve un profond sillon transversal. Ce sillon est convexe transversalement et concave d'avant en arrière. Ici les bosses frontales de l'*Homo sapiens* font entièrement défaut; le front se réduit à ce sillon transverse et à une faible coupole qui le surmonte.

Le sillon frontal est particulièrement accusé au niveau de la portion moyenne de chaque arcade orbitaire.

La double courbure sinusoidale que nous avons vue précédemment est sinon spéciale à la race néanderthalienne, du moins très exagérée ici; en tout cas elle se rapproche plus de celle des anthropoïdes que de celle des hommes actuels. Exceptionnellement on rencontre aujourd'hui quelques crânes humains à fortes arcades et sillon accentué, mais ils ont un front, et les observations ne mentionnent dans aucune race vivante une saillie des arcades comparable à celle de l'homme de La Quina et des autres fossiles humains de cette époque.

Les apophyses orbitaires externes débordent largement

le frontal, elles s'incurvent en bas et en dedans et comme elles forment les limites extrêmes des arcades sourcilières. elles en conservent les fortes proportions.

La base de l'apophyse orbitaire externe offre ici une large surface articulaire pour l'os malaire.

En mesurant la largeur de cette apophyse au niveau de son contact malaire, sur le plan externe sans pénétrer dans la fosse temporale, j'ai trouvé 11 millimètres. La même région chez un arabe donne 8^{mm},5 et le minimum trouvé sur un crâne de femme accuse 5^{mm},6. Cependant un sujet des Iles Salomon se rapproche de notre fossile avec 10 millimètres.

De la région postéro-inférieure de l'apophyse orbitaire externe part une crête saillante, qui se dirige en arrière. Cette crête latérale limite en dehors le sillon frontal transverse, puis se dirige en arrière et se relève légèrement en décrivant une courbe à concavité inférieure très peu accentuée. Du côté de la fosse temporale son bord est rugueux.

Il existe donc une grande différence entre cette crête et celle des races modernes ; dans notre type néanderthalien, on trouve la brièveté et le relief, chez nous c'est la finesse et le grand développement.

La ligne courbe classique de l'*homo sapiens* est ici représentée par une colonnette presque droite mais saillante offrant seulement des vestiges de dédoublement.

A gauche, la crête débute par trois tubercules échelonnés sur une très légère courbe à concavité inférieure, ces tubercules diminuent progressivement de taille en se dirigeant vers le pariétal ; le premier atteint presque le volume d'un grain de chènevis.

A droite la crête est uniformément surélevée. Des deux côtés elle se réfléchit à angle obtus pour descendre derrière

l'apophyse orbitaire externe et lui forme ainsi un bord postérieur saillant et rugueux.

Si la ligne courbe semble courte, puisqu'elle impressionne très faiblement les pariétaux, elle n'en limite pas moins en haut une fosse temporale qui s'appuie en avant sur la surface triangulaire rétro-apophysaire. La profondeur de la fosse permet d'apprécier l'épaisseur du muscle crotaphite qui s'y logeait. Il est probable que ce muscle prenait en épaisseur la place qu'il ne pouvait trouver dans la hauteur.

Les faces latérales du frontal seraient mieux dénommées, dans ce type spécial, inféro-latérales, car elles s'incurvent fortement pour rejoindre le sphénoïde ; tandis que chez l'*homo sapiens* le plan latéral du frontal est vertical. Cette disposition est commandée par la profondeur de la fosse temporale et répond également au faible développement des lobes cérébraux antérieurs.

La face endocranienne, celle qui correspond à l'écaille, est uniformément concave avec peu de profondeur au niveau des fosses frontales. La gouttière sagittale qui logeait le sinus longitudinal supérieur et qui devait séparer nettement les deux fosses est peu accentuée ; le vestige que nous en trouvons occupe seulement le tiers antérieur de l'os au lieu de descendre jusqu'à la crête qui la continue. Cette crête qui plonge dans la fosse ethmoïdale est ici bien amorcée.

Les circonvolutions du cerveau impriment leur relief sur l'endocrâne ; déjà au simple examen on peut constater la réduction et le rétrécissement des lobes frontaux. Dans l'étude fort détaillée que mon ami le professeur ANTHONY a bien voulu faire sur le moulage intracranien, on jugera de l'importance des caractères spéciaux qu'il a trouvés avec

une accentuation encore plus marquée ici qu'à la Chapelle aux Saints.

Cette rigoureuse étude que seul le professeur ANTHONY pouvait mettre au point, grâce aux nombreux documents qui ont passé entre ses mains, l'a conduit à établir des affinités remarquables avec les anthropoïdes.

La cloison supérieure de la voûte orbitaire gauche a pu être reconstituée malgré sa fragmentation, sa face intracranienne montre des impressions très accentuées, sortes de réseaux disposés comme ceux d'une chaîne de montagne avec des vallonnements et des crêtes ; sur cette pièce le professeur ANTHONY a pu retrouver le sillon orbitaire en H appartenant à la face inférieure du lobe frontal.

Les impressions de l'artère méningée moyenne sont visibles, mais dans l'état comparatif actuel de la science on ne peut chercher une relation avec ce qui se passe chez les anthropoïdes, ce qui pourrait expliquer la réduction des branches antérieures, celles précisément qui irriguent les lobes frontaux peu développés.

L'endocrâne nous offre chez cet homme fossile une autre particularité ; c'est l'absence des empreintes des glandes de Paccioni. Cette constatation est un argument en faveur du jeune âge du sujet.

Le bord postérieur du frontal est uni aux pariétaux par une suture à bord convexe peu accentué regardant en arrière.

Les denticules sont fins et rares dans le voisinage du bregma, ils deviennent plus nombreux et plus larges sur les bords latéraux du frontal, tout en restant courts.

Dans ces deux régions le biseau de la suture ne semble pas empiéter d'une façon notable sur la table interne.

Vers le contact sphénoïdien le bord s'amincit et on ne

peut se prononcer sur l'état de la large expansion triangulaire, qui chez l'homme actuel donne un contact articulaire à la grande aile du sphénoïde; ici en effet cette région est détruite par un ancien traumatisme.

Sur les côtés on observe une large articulation avec les malaires, elle mesure 20 millimètres d'avant en arrière et au minimum 8 dans le sens transversal, tels sont les chiffres qui répondent à l'expansion articulaire de l'apophyse orbitaire externe.

La suture métopique n'existe pas; d'ailleurs, d'après POIRIER et d'autres anatomistes, elle est plus rare chez les peuples primitifs actuels (1 p. 100 chez les Australiens et 8 p. 100 dans la race blanche).

Les parois du frontal sont très minces, elles oscillent autour de 5 millimètres, même dans le voisinage de la suture coronale, où on constate souvent un renforcement. Ces mesures, bien entendu, sont prises en dehors de la région sourcilière et de la crête latérale.

LES PARIÉTAUX

Extérieurement les pariétaux ont l'aspect d'une calotte sphérique moins irrégulière que chez l'homme actuel. L'aplatissement et le rétrécissement du frontal se retrouvent naturellement sur le bord antérieur de cet os et ces dépressions influencent leur forme dans le quart antérieur.

Dans les trois quarts postérieurs ils sont plus renflés et les bosses pariétales sont larges, elles ne forment pas de saillies accentuées comme chez nous et leur surface courbe est beaucoup plus régulière. Ces bosses sont un peu plus abaissées que sur la normale actuelle. Cette modification tient à l'aplatissement du crâne, il en résulte un élargisse-

ment notable dans le sens transversal. Les différentes mesures superficielles prises sur les courbes de la calotte pariétale donnent les chiffres suivants :

Courbe coronale	223
— sagittale.	110
— temporale.	105
— astérion-lambda { à droite	100
{ à gauche.	105

Ces mensurations sont un peu inférieures à celles relevées sur les autres crânes néanderthaliens, mais ici, comme sur les crânes en bon état et bien mesurés, nous voyons que le bord temporal est inférieur au bord sagittal. Ce caractère humain existe ici, comme sur le crâne de la Chapelle aux Saints, et ne se rapproche pas de la disposition inverse visible chez les anthropoïdes. La région située en avant du lambda est occupée par deux os wormiens qui pénètrent en coin entre les deux angles postéro-internes des pariétaux. Ces os occupent une longueur de 19 millimètres, ils empiètent un peu sur le côté gauche, leur largeur atteint 16 millimètres. La présence de ces os wormiens déplace la position des angles postéro-internes. Ces petits os sont inclus dans les pariétaux et n'appartiennent pas à l'occipital. Le contact du wormien postérieur avec l'occipital peut servir à déterminer le lambda.

En arrière les deux pariétaux subissent l'aplatissement général du crâne, et sont renflés latéralement ; il en résulte que les bosses pariétales sont rejetées sensiblement en bas et en arrière. Le rayon de courbure de ces bosses est plus grand que celui qu'on observe sur les os des races actuelles. En un mot leur surface ne fait pas de saillie brusque sur l'ovoïde cranien.

Le bord inférieur, ou latéral externe, est taillé en biseau

aux dépens de la face exo-cranienne, cette surface amincie reçoit le bord libre de l'écaille du temporal taillé en biseau contraire.

La surface biseautée du pariétal est bordée en dehors par une ligne très festonnée d'où s'irradient des sillons accentués ; ces entailles donnaient de solides insertions à quelques faisceaux du muscle temporal.

La ligne festonnée est bien visible sur un point du bord libre de l'écaille temporale gauche, où une fracture parcellaire permet en outre de constater la puissante adhésion entre le temporal et le pariétal.

Si nous reprenons sur le frontal l'origine de la crête latérale et que nous cherchions son prolongement sur le pariétal, nous pouvons suivre une double ligne très vague et seulement indiquée à gauche dans la moitié postérieure par quelques petits mamelons isolés, où les radiations du muscle temporal aboutissent. Avec beaucoup d'attention et un éclairage oblique on peut deviner une faible trace de la ligne courbe inférieure qui rejoint en arrière la crête sus-mastoïdienne.

Du côté droit on trouverait avec plus de difficulté encore sur la surface lisse pariétale l'équivalent des deux lignes courbes. Normalement dans les races humaines actuelles elles existent plus ou moins marquées et je trouve sur quelques crânes appartenant à la race nègre et à celle de la Nouvelle Guinée une réduction sensible de ces lignes. Leur faible développement parfois constaté sur ces races inférieures est un fait qu'on peut rapprocher de la disposition néanderthaliennne où les lignes courbes temporales semblent assez peu marquées. Habituellement ces lignes donnent insertion en bas au muscle temporal et en haut à son aponévrose, elles donneraient donc dans cette race

primitive une médiocre adhésion crotaphite et cependant nous avons la certitude que le muscle temporal était puissant; c'est donc ailleurs, et probablement dans les rainures irradiées, signalées plus haut, que les tendons s'implantaient.

Notons également que chez les jeunes enfants actuels, jusqu'à six ans, ces lignes sont invisibles.

L'angle postéro-inférieur du pariétal, chez les races modernes descend au niveau d'une ligne qui prolongerait en arrière l'arcade zygomatique; sur le crâne de La Quina cet angle est situé à 2 centimètres au-dessus de cette ligne.

Cette disposition résulte du prolongement de l'angle antéro-externe de l'occipital dans la direction de l'angle postérieur du pariétal; il en résulte que l'*astérion* est assez élevé.

Pareille disposition existe chez les anthropoïdes avec une accentuation plus grande encore, et très visible chez les jeunes individus.

La région qui surmonte l'angle postéro-inférieur du pariétal, répond à la partie la plus déclive de la bosse pariétale et en même temps c'est là qu'on observe le maximum de bombement.

Tout au contraire, dans les races modernes cette partie du pariétal est plane.

La face endocranienne reproduit en concavité la forme convexe de l'exocrâne, les rapports sont constants car les parois de l'os sont d'une épaisseur assez uniforme. Seul le relief des circonvolutions cérébrales fait légèrement varier cette épaisseur et on peut estimer sa moyenne à 5 millimètres.

Les impressions des circonvolutions cérébrales donnent sur le moulage intracranien une bonne topographie et cer-

tains caractères importants ont été étudiés spécialement par le professeur ANTHONY, je les résumerai dans un autre chapitre.

L'artère méningée moyenne a laissé l'empreinte d'un réseau parfaitement visible des deux côtés; on y voit une légère asymétrie et le développement des ramifications est plus marqué dans la région moyenne et postérieure du cerveau.

La fosse pariétale est accentuée, sa profondeur maximum est rejetée en arrière.

La gouttière sagittale se devine à peine et l'impression du sinus longitudinal supérieur, ordinairement accentué chez l'*homo sapiens*, est fruste à La Quina; précédemment sur le frontal nous avons vu cette même empreinte laisser une faible trace.

Les cupules qui logent les corpuscules de Paccioni font encore défaut sur les pariétaux.

Bords et sutures. — L'état de la suture coronale a été signalé à propos du frontal; sur les pariétaux on trouve une combinaison inverse des dentelures.

La suture sagittale depuis le bregma jusqu'au wormien qui précède le lambda est uniformément bien engrenée, elle est ondulée dans les deux premiers centimètres, mais elle se denticule davantage dans sa portion postérieure.

Les aspérités ne dépassent pas 2 millimètres. D'après l'échelle de BROCA les types n° 2 et n° 3 conviennent à peu près à cette disposition.

La suture sagittale s'arrête sur un os wormien enchâssé dans deux éperons figurant les angles postéro-supérieurs des pariétaux, à la distance de 86 millimètres du bregma.

Le bord inféro-externe, qui répond à la suture temporale,

sauf la faible portion appartenant à la grande aile du sphénoïde, non visible ici, est relativement peu arquée, c'est sans doute une des conséquences de l'aplatissement crânien.

Dans ce type néanderthalien, comme à Spy et à La Chapelle, cette disposition est habituelle ; elle s'éloigne beaucoup de la moyenne trouvée sur l'arc de l'*Homo sapiens*. Dans la race fossile l'échancrure du bord inférieur du pariétal, celle qui répond à l'articulation de l'écaille du temporal, est prononcée, même relevée.

Les bords postérieurs qui s'unissent à l'occipital pour former l'engrenage lambdoïdien sont très denticulés et compliqués d'os wormiens. Je décrirai ces petits os en même temps que l'occipital.

La situation de la suture lambdoïde est très particulière dans notre type néanderthalien : si on place le crâne en *norma verticalis*, les yeux de l'observateur dirigés sur le vertex du crâne, on découvre une très importante portion de cette suture, et de chaque côté on peut estimer à plus de la moitié la fraction visible de l'engrenage lambdoïdien. Ce caractère spécial tient à l'élongation occipitale du crâne qui transforme l'occiput en mamelon, ou en chignon, suivant l'expression de quelques auteurs. Si on répète sur un crâne moderne l'expérience de la *visée lambdoïdienne* en *norma verticalis*, c'est à peine si on découvre 1 ou 2 centimètres de suture.

Chez les jeunes anthropoïdes où les sutures sont apparentes pareille observation peut être faite. Il en est de même, à un degré plus atténué, chez les enfants actuels où les bosses pariétales sont saillantes ; sur une série de crânes appartenant à des âges échelonnés entre la naissance et la huitième année, j'ai pu, dans les conditions signalées plus

haut, constater la visibilité de la suture lambdoïde, mais sur une étendue qui n'atteint pas celle des néanderthaliens.

OCCIPITAL

ASPECT GÉNÉRAL. — L'occipital de ce fossile subit des modifications importantes; elles sont subordonnées à l'allongement du crâne. Non seulement sa forme est profondément modifiée, mais encore ses rapports avec les parties molles qui l'environnaient ne sont pas les mêmes que ceux observés aujourd'hui chez l'*Homo sapiens*.

En regardant le crâne en *norma lateralis*, on découvre un considérable prolongement dans la région de la nuque. Le pôle postérieur de l'ovoïde cranien est étiré, à un point tel qu'il a été comparé, sur d'autres crânes fossiles du même âge, à un *chignon* (fig. 12).

Cet allongement modifie la forme de l'écaille occipitale, car le fléchissement de sa partie supérieure et de sa partie inférieure la subdivise en deux écailles secondaires. L'écaille supérieure en rapport avec les pariétaux est fléchie de haut en bas; l'autre, l'inférieure, est plus aplatie, plus fuyante, elle est fléchie de bas en haut, soulignant ainsi l'aplatissement de la base du crâne.

Ces deux écailles sont nettement séparées par un bourrelet transverse nommé le *torus occipitalis* (fig. 15, 2).

Si on compare la portion écailleuse supérieure de cet os à la région correspondante de l'homme moderne, on constate qu'elle empiète davantage en avant sur les pariétaux, de même qu'en bas l'écaille inférieure s'enfonce plus en avant.

L'écaille inférieure n'est pas régulièrement bombée jusqu'au trou occipital et les fosses cérébelleuses ne sont

pas marquées comme chez l'homme actuel; la partie inférieure de l'occipital est refoulée vers le centre du crâne. Cette dépression est d'autant plus accentuée qu'elle est limitée à son origine par le bourrelet transversal.

Pour étudier rationnellement la face externe de l'occipital, il faut déterminer des repères précis et l'étude de cette surface tourmentée n'est pas aisée.

Le bourrelet transversal est d'une grande importance, car il paraît être le centre de toutes les modifications de l'os. Ce bourrelet n'est en somme que la base d'une surface triangulaire saillante qui occupe la partie la plus reculée de la nuque dont les dimensions atteignent 72 millimètres de largeur et 29 millimètres de hauteur (fig. 15).

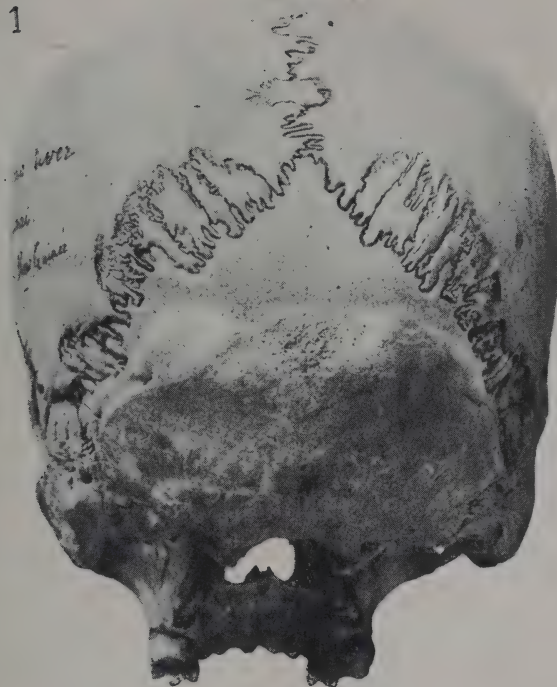
Si nous examinons dans l'intérieur du crâne la région qui correspond au bourrelet transversal, nous voyons qu'il répond à l'extrême limite des lobes occipitaux du cerveau et qu'il ne correspond pas à la dépression du sinus transversal. La distance qui les sépare est voisine de 20 millimètres.

Cette saillie transversale est une sorte de refoulement extérieur de la substance osseuse, car dans le crâne de La Quina l'épaisseur de la paroi est environ de 5 millimètres et n'est nullement en rapport avec son relief apparent. Toutefois à l'extrême limite latérale du bourrelet l'épaisseur est un peu plus accentuée.

Cette faiblesse des parois tient, je pense, au jeune âge du sujet.

La ligne courbe occipitale supérieure répond, d'après MM. FRAIPONT et BOULE, à cette bande en relief, où nous devrions trouver la protubérance occipitale externe; mais ici, comme sur les autres fossiles néanderthaliens, elle manque.

1



2



Fig. 15. — *Occipital. Région du torus.*

1. Indigène de la Nouvelle Guinée (Oriomo River). La ligne courbe occipitale supérieure est dominée par un renflement très accentué qui correspond à la zone des lunules de notre Néanderthalien. 2. Région occipitale de Homo 5 La Quina. La ligne courbe occipitale supérieure est dominée par une surface triangulaire creusée de deux lunules latérales. L'inion se trouve vers le centre de la brèche.

Si la crête occipitale supérieure, qui se confond avec la partie inférieure du bourrelet, avait la même valeur que dans les races actuelles, nous devrions constater latéralement un prolongement notable dans la direction mastoïdienne; mais il n'existe pas. En établissant virtuellement ce prolongement, la crête occipitale passerait au-dessous de la mastoïdienne, mais elle se prolonge peu et s'arrête à la suture lambdoïde de chaque côté, au niveau d'os wormiens.

Connaissant sur ce sujet la position de la crête occipitale supérieure nous devrions, comme dans les races actuelles, y placer l'*inion* qui occupe la base de la protubérance occipitale externe. Ici, on ne peut établir cette concordance, car l'*inion* doit se trouver également sur le point le plus saillant de l'occipital, et sur notre fossile il est situé beaucoup plus haut.

Explorant la nuque au-dessus du bourrelet nous voyons la surface triangulaire signalée plus haut qui correspond à la cupule transversale décrite sur les différents types néanderthaliens. Sur le crâne de La Quina cette cupule est très marquée, elle apparaît comme une légère dépression ellipsoïde à grand axe transversal mesurant 46 millimètres. Elle est inscrite dans un triangle isocèle à bords saillants, dont nous connaissons la base représentée par le bourrelet. Les angles latéro-inférieurs sont particulièrement en relief. Les deux côtés égaux se dirigent en haut et en dedans vers la ligne médiane.

La surface inscrite dans ce triangle est légèrement concave et c'est la raison qui lui a fait donner le nom de fossette; on peut la subdiviser elle-même en deux dépressions secondaires et latérales.

Le centre du triangle, ou cupule principale, semble être

le point le plus reculé, le plus élevé du pôle postérieur, il correspond donc à l'inion externe¹.

M. BOULE pense que cette cupule est formée par le dédoublement du bourrelet occipital.

Si nous marquons sur la table interne du crâne la position de l'inion externe, nous trouvons ce repère situé à 15 millimètres au-dessus de la lèvre supérieure du sinus transversal, point voisin de la position de l'inion interne.

Sur l'écaille inférieure de l'occipital nous voyons la ligne courbe inférieure située à 23 millimètres au-dessous du bourrelet; elle est peu marquée à gauche, tandis que à droite elle apparaît sous la forme d'un cordon de 30 millimètres, à concavité supérieure, dont l'extrémité externe rejoint l'extrême limite du bourrelet transversal.

Au-dessous de cette ligne, les fractures ne permettent pas une description valable, seule la région des condyles occipitaux isolée sera étudiée plus loin.

FACE ENDOCRANIENNE. — La face concave de l'occipital est subdivisée en deux étages superposés et séparés par la gouttière du sinus latéral. L'étage supérieur est en recul sur l'inférieur et son étroitesse très appréciable contraste avec les dimensions de l'étage inférieur.

L'étage supérieur est située plus en arrière que l'inférieur et la crête médiane, brisée ici en partie, subdivise cette région en deux fosses secondaires, étroites, assez profondes, qui logent les lobes occipitaux du cerveau. La largeur de cette fosse prise entre les deux astérions internes donne 86 millimètres, et sa hauteur, du lambda interne à l'inion

1. Je possède dans ma collection un crâne de kabyle qui affecte une ébauche de large cupule sus-iniaque; elle est décomposée de chaque côté en cupules secondaires inégales, la gauche plus vaste que la droite. Il semble que cette disposition n'est pas fréquente aujourd'hui.

interne est de 52 millimètres. Ces mesures sont prises au compas, directement d'un point à l'autre. Chez deux Européens de taille différente je trouve 92 millimètres et 102 millimètres pour la largeur puis 55 millimètres et

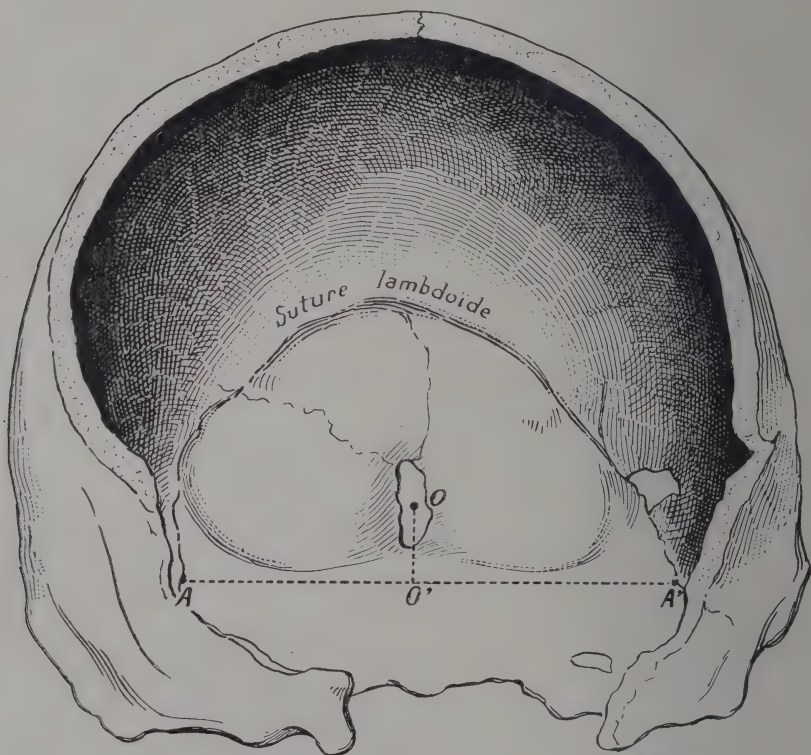


Fig. 16. — Occipital. Vue intérieure.

Mensuration du renflement de l'occipital. AA'. Ligne bi-astérique interne.
OO'. Ordonnée de la corde. — O. Point central de la lunule.

57 millimètres pour la hauteur. Ces chiffres donnent déjà un moyen d'apprécier les proportions des fosses occipitales. J'ai tenté ensuite de mesurer la profondeur de ces fosses en réunissant par un fil les deux astérons internes. Du milieu de cette ligne AA', j'ai rejoint par un autre fil le point central O de la face interne de l'occipital, point qui

correspond au centre de la *lunule*. La projection de l'inion externe serait donc très voisine de ce point (fig. 16).

A La Quina cette distance est de 32^{mm},5, tandis que chez quatre Européens j'ai trouvé 13, 16, 19^{mm},5, 19^{mm},5.

Cette méthode exprime donc en millimètres l'intensité de la proéminence occipitale, autrement dit c'est la valeur de la plus grande *ordonnée* qui unit l'arc occipital à la ligne bi-astérique interne.

Les astériens d'autre part sont un point de jonction important entre l'occipital, le temporal et les pariétaux, ils passent sensiblement par le plan frontal où s'arrête l'écaille occipitale et donnent avec l'inion, point le plus reculé de la fosse occipitale, un moyen suffisant pour apprécier le relief de la bosse occipitale.

L'endocrâne nous conduit à examiner la gouttière du sinus latéral; cette empreinte est bien visible mais peu creusée. Les deux lèvres de la gouttière sont adoucies et leur écartement ne dépasse pas 8 millimètres. La partie la plus profonde de la gouttière correspond exactement en dehors au *ressaut* qui limite inférieurement le bourrelet transversal.

De chaque côté, en entrant dans le domaine du temporal, la gouttière du sinus transverse s'efface et devient invisible.

Cette gouttière a certainement la même valeur anatomique chez notre homme fossile, car elle contient le sinus latéral. Elle donne insertion, par ses lèvres, aux deux feuillets de la tente du cervelet. C'est donc la limite naturelle entre l'étage supérieur que nous avons examiné et l'étage inférieur qui contient le cervelet.

Chez l'homme actuel l'étage inférieur est placé presque directement au-dessous des lobes occipitaux du cerveau;

celui-ci déborde un peu en arrière. Il n'en est plus de même chez l'*Homo néanderthalensis* où la différence est très accentuée, car la masse cérébelleuse est reportée en avant. Par conséquent le cerveau déborde notablement en arrière.

La fosse cérébelleuse est plus large, plus aplatie et le rocher par sa face postérieure lui forme une digue presque verticale, au lieu d'être inclinée de haut en bas et d'avant en arrière.

Ici encore nous retrouvons l'une des profondes modifications de l'encéphale et du crâne causées par le mécanisme d'élongation.

Malheureusement sur la pièce qui nous occupe, la faible épaisseur de la paroi osseuse qui entoure le trou occipital a cédé et la portion inférieure de la crête occipitale qui sépare les fosses, n'a pu être reconstruite. Toutefois on peut distinguer les deux fosses latérales dont la surface est assez lisse.

BORDS ET SUTURES. — En partant du lambda on suit de chaque côté une suture exempte de toute soudure. Cette suture s'étend jusqu'à l'*astérion*, point de contact temporo-pariéto-occipital; son étendue de 105 millimètres est sensiblement égale à droite et à gauche. L'union des pariétaux et du bord antérieur de l'occipital est assez mouvementée. On y rencontre des os wormiens et la denticulation est très prononcée. Immédiatement à gauche du lambda un wormien triangulaire équilatéral confond l'un de ses côtés, qui mesure 20 millimètres, avec la suture lambdoïde; tandis que ses deux autres côtés pointent dans l'écaille occipitale.

Plus bas, à 73 millimètres du lambda, à la hauteur du bourrelet occipital, existe un autre wormien de 20 sur

11 millimètres, son grand axe est antéro-postérieur et il chevauche sur le pariétal et l'occipital.

A droite cette suture est interrompue à 22 millimètres du lambda par un îlot osseux en forme de H, qui mesure 14 sur 19 millimètres ; il est à cheval également sur les deux os. Toujours à droite à 75 millimètres du lambda, siègent deux wormiens jumelés, ils affectent la forme de croissants et leurs dimensions atteignent 12 et 14 millimètres de longueur sur 5 et 7 millimètres de largeur.

Ensuite la suture lambdoïde touche l'astérion après avoir franchi un trajet de 20 millimètres.

Ces détails sont d'une importance secondaire, car la complication wormienne ne semble pas ici être liée aux caractères propres de la race néanderthaliennne, toutefois la topographie de ces petits os ne doit pas être négligée.

La suture lambdoïde porte des denticules plus allongés que ceux de la suture frontale et de la suture interpariétale.

Un véritable ressaut au profit de l'occipital existe sur le trajet de la suture lambdoïde. Tout d'abord je pensais que cette disposition tenait à une erreur de reconstitution, mais la table interne de la boîte crânienne offrait une uniformité normale à ce niveau. On ne pouvait donc attribuer à une juxtaposition défectueuse ce changement brusque dans l'uniformité crânienne. Il en résulte une saillie occipitale dans le plan lambdoïdien.

D'autre part, sur les moulages de Spy et de Néanderthal, j'ai retrouvé un ressaut identique assez accentué. Ce même caractère peut se rencontrer sur certains crânes d'Européens, il existe également sur des pièces de la Nouvelle Guinée et des Iles Salomon et les jeunes Chimpanzés offrent aussi cette particularité.

De chaque côté, en partant de l'*astérion* dans la direction

de la base du crâne, la conservation des os a pu donner des points de contact assez précis avec les temporaux, pour retrouver des articulations à engrenages plus grands; mais vers la fosse jugulaire, les fractures ne permettent plus de suivre rigoureusement le contour de l'occipital.

Cependant j'ai pu reconstituer une partie de la bordure du trou occipital et mettre les deux condyles en place si non certaine, du moins vraisemblable, car il existe sur le condyle gauche un contact étendu avec le rocher. Mais je n'utiliserai la position du trou occipital, ainsi déterminée, qu'avec réserves, car les mensurations prises à son niveau sont importantes au point de vue de la situation de la tête sur la colonne vertébrale et demandent de fortes garanties.

Les bords de l'occipital des races actuelles sont régulièrement courbes, ils n'offrent pas de saillies appréciables, même au niveau de l'*astérion*, tandis que sur le crâne de La Quina on voit de chaque côté un éperon qui pénètre entre le pariétal (angle postéro-inférieur) et le temporal (angle postérieur sus-mastoïdien).

BASE DU CRANE. — Cette région n'est pas intacte, les condyles reposent sur les masses latérales de l'occipital, mais le côté gauche est incomplet.

Le bord postérieur du trou occipital manque, par conséquent le repère donné par l'*opisthion* nous fera défaut; mais le *basion* existe. Le fragment d'apophyse basilaire est insuffisant pour fermer la boîte crânienne au centre de sa base.

Le condyle gauche est seul mesurable; sa longueur est de 25 millimètres et sa largeur maxima de 11 millimètres; il porte une facette articulaire principale sur laquelle on peut deviner, au milieu, une très légère crête transversale.

Cette disposition ébauche l'aspect des deux facettes secondaires, qu'on observe souvent; ici elles sont inclinées suivant un angle de 125 degrés ouvert en haut. La courbure antéro-postérieure est d'une convexité appréciable, mais dans le sens transversal la surface est plane. Ces condyles ne s'écartent pas des types extrêmes qu'on peut rencontrer chez les hommes actuels.

Le tubercule de l'occipital décrit par POIRIER, à la face inférieure des masses latérales, est très saillant et en forme de mamelon.

Le canal condylien antérieur est situé au-dessous et en arrière du tubercule et au-dessus du condyle. Sa direction est ici plutôt transversale qu'oblique, il est large et à section ellipsoïde. Vu par le trou occipital, le bord supérieur du canal condylien apparaît mince, tranchant et surplombant. La gouttière qui le prolonge en dedans et en avant se continue très accentuée sur une distance de 8 millimètres. Cette disposition rappelle beaucoup plus celle d'un jeune chimpanzé que l'une quelconque des nombreuses variétés observées sur les crânes actuels.

Je ne conclurai pas de là que le grand hypoglosse, qui traverse cet orifice, était très développé, car il n'emprunte pas seul le passage de ce canal, puisque la veine condylienne antérieure et une artériole méningée accompagnent ce nerf; mais il est fort probable que le nerf moteur de la langue n'était pas atrophié.

Cela ne veut pas dire que les mouvements de la langue étaient plus particulièrement appropriés au langage, car la mobilité de la langue joue un rôle important dans la mastication. Nous verrons plus loin, d'après l'état des dents, avec quel soin cet homme fossile mastiquait ses aliments.

MUSCLES DE LA NUQUE

Le développement si important de la région postéro-inférieure de l'occipital, la complication de cette région, les importantes aspérités et les vallonements profonds sont des signes présomptifs qui font supposer une masse musculaire nuchale puissante.

Nous ne pouvons pas, devant cette surface osseuse, placer avec certitude tous les muscles qui s'y inséraient, car son relief s'écarte trop du type actuel pour établir des concordances certaines.

Toutefois ces modifications devaient porter sur la puissance et l'étendue des insertions, car le nombre et la forme générale des muscles de la nuque néanderthalienne ne devaient pas s'écarter du type hominien.

On sait que ces muscles sont disposés sur trois plans superposés :

1° Le plan superficiel comprenant le trapèze et le sterno-cléido-occipito-mastoïdien ;

2° Le plan moyen comprenant le complexe et le splénius ;

3° Le plan profond avec le petit droit, le grand droit et le petit oblique.

Ces trois plans musculaires échelonnent leurs insertions en empruntant :

1° La ligne courbe supérieure ;

2° L'intervalle sous-jacent à cette courbe ;

3° La ligne courbe inférieure.

Il s'agit maintenant de placer méthodiquement tous ces muscles sur les lignes courbes de notre crâne en commençant par le plan superficiel (fig. 17).

Nous avons vu que le bourrelet transversal correspondait à la ligne courbe supérieure et que son dédoublement possible ménageait une surface rugueuse entre ses deux branches. C'est évidemment sur ce bourrelet qu'il faut pla-



Fig. 17. — Région occipitale du crâne.

Reconstitution des insertions musculaires de la nuque. Lun. Lunule. — L. Ligament cervical. — Tr. Trapèze. — St. Sterno-cléido-occipito-mastoïdien. — Sp. Splénius. — G. C. Grand complexus. — P. O. Petit oblique. — G. D. Grand droit. — P. D. Petit droit.

cer l'insertion du trapèze. Actuellement ce muscle s'insère sur le tiers interne de la lèvre inférieure de la ligne courbe supérieure ; c'est donc sur la partie inférieure du bourrelet et non dans les cupules qui le surmontent que je placerais l'insertion du trapèze. S'il en était autrement la portion tendineuse du muscle devrait se réfléchir sur le bourrelet avant de s'engager sous l'occipital ; ce qui est peu probable.

Les attaches que je lui suppose répondent à un muscle d'autant plus puissant que ses insertions pouvaient se continuer sur une partie du bord inférieur du bourrelet (fig. 15, 2).

En dehors du trapèze le muscle sterno-cléido-occipito-mastoïdien devait s'insérer sur la partie externe du bourrelet et prolonger son attache jusque sur la face externe de l'apophyse mastoïde. Cette apophyse que nous savons réduite ne donnait pas une surface considérable d'implantation, il est vraisemblable que la plus importante masse musculaire prenait son origine sur l'occipital et peut-être aussi sur le tubercule sus-mastoïdien fortement accentué ici.

Cette disposition ne pouvait empêcher le muscle d'avoir un chef sternal et un chef claviculaire bien développés, puisque ces deux faisceaux aboutissent sur la ligne courbe supérieure de l'occipital. Ce muscle présentant des variétés chez l'homme actuel, on peut soupçonner une tout autre disposition, mais je m'arrêterai à la plus rationnelle.

Le second plan musculaire est représenté par les grands complexus au centre et les splénus en dehors.

Les grands complexus devaient occuper sous le bourrelet la partie déclive qui s'étend jusqu'à la ligne courbe inférieure. Cette surface, assez rugueuse, qui mesure 18 millimètres dénote une attache musculaire importante.

Les splénus placés en dehors des muscles précédents étaient recouverts par les muscles sterno-cléido-occipito-mastoïdiens, puisque ses insertions sont à peu près les mêmes, mais sur un plan plus inférieur. Ils touchaient donc aussi la portion externe de la ligne courbe supérieure, ainsi que la face externe de l'apophyse mastoïde.

Ces deux muscles aux solides attaches supérieures des-

cendaient, selon toute vraisemblance, sur les apophyses transverses et épineuses des vertèbres cervicales et dorsales. Ils constituaient un groupe musculaire vigoureux qui actionnait la tête et sur lequel je reviendrai au sujet de sa mobilité.

La troisième couche musculaire, la plus profonde, comprend les petits droits situés de chaque côté de la ligne médiane qui devaient s'insérer au-dessus de la ligne courbe inférieure ; puis en dehors les grands droits qui s'inséraient un peu au-dessous de cette même ligne courbe sur une vaste surface rugueuse. Les petits obliques, plus en dehors, prenaient leurs points d'attache sur la même ligne mais un peu au-dessus des petits droits.

Ce trio musculaire qui unissait la partie déclive de l'occipital aux vertèbres cervicales, surtout les premières, mobilisait la tête sur le rachis.

L'action des trois plans musculaires dont nous avons suivi les insertions devait être vigoureuse et nous grouperons les différents mouvements qui résultaient de leurs contractions, de la façon suivante :

1° L'épaule pouvait être mobilisée en haut et en arrière par le trapèze ;

2° La tête pouvait s'incliner, se fléchir et décrire des mouvements de rotation lorsque le sterno-cléido-occipito-mastoidien agissait ;

3° Par la contraction du plan moyen, la tête pouvait se renverser en arrière, s'incliner latéralement et les muscles de ce plan participaient donc à la rotation ;

4° Le plan musculaire profond contribuait à l'extension de la tête, à son inclinaison et à son renversement en arrière.

Tous ces mouvements n'ont rien d'exceptionnel, ils devaient seulement être exagérés.

Certains auteurs pensent également que cette masse musculaire équilibrait la tête sur la colonne vertébrale. Je ne pense pas que le poids de la tête et sa projection en avant nécessitent un pareil développement musculaire, il faut chercher l'explication ailleurs.

Un muscle retiendra plus particulièrement notre attention, c'est le trapèze. Nous avons vu son attache importante sur le bourrelet transversal et son développement considérable probable. Devant cette particularité néanderthalienne, je reproduis une phrase de TESTUT¹ au sujet de l'action de ce muscle : « Dans la suspension par les membres supérieurs, ce muscle élève le corps tout entier et prend ainsi une certaine part à l'action de grimper. »

A l'époque où l'éminent anatomiste écrivait ces mots, il ne pouvait se douter que les découvertes d'hommes fossiles confirmeraient un jour cette fonction accessoire du trapèze, celle qui chez nos ancêtres était peut-être très prononcée.

N'oublions pas d'autre part que cet homme, par son quadriceps fémoral et ses gros orteils opposables, prouvait qu'il avait conservé une certaine facilité pour grimper dans les arbres.

Muscles occipitaux.

Ces muscles chez l'*Homo sapiens* sont habituellement minces, mais étendus. Ils s'insèrent sur la lèvre supérieure de la ligne courbe supérieure, s'étendent même jusqu'à l'apophyse mastoïde. Chez ce néanderthalien le dispositif est certainement exagéré et le système d'attaches devait occuper les dépressions ou lunules décrites au-dessus du bourrelet transversal.

1. TESTUT. Traité d'anatomie humaine, 1889, t. I, p. 548.

Unis à l'aponévrose épicroanienne, ces muscles forment, pour quelques auteurs, le ventre postérieur d'un muscle digastrique, dont les muscles frontaux formeraient l'autre portion. Or, nous avons vu chez notre fossile les traces importantes de ces muscles frontaux sur les arcades sourcilières volumineuses, et il ne peut y avoir de doute que ces deux groupes musculaires antagonistes étaient d'un développement proportionnel.

Cette constatation nous entraîne donc à trouver à l'aide du système musculaire fronto-occipital une relation très probable dans le développement exagéré des arcades sourcilières et dans celui du bourrelet occipital.

Le muscle occipital pouvait s'étendre aussi jusque sur le pavillon de l'oreille, et confondre quelques-uns de ses faisceaux avec ceux du muscle auriculaire.

Son action sur l'aponévrose épicroanienne était énergique et comme tenseur il reportait en arrière le cuir chevelu et le pavillon de l'oreille; en se relâchant il permettait au muscle frontal sa contraction d'où résultait un plissement intense du front.

Si on voulait tirer une conclusion de ces faits, on pourrait dire que le front réduit des néanderthaliens pouvait donner les marques les plus expressives de l'attention et de la terreur.

LIGAMENT CERVICAL POSTÉRIEUR.

Parmi les moyens d'union entre la tête et la région du cou, il faut rechercher le rôle du ligament cervical postérieur.

Normalement ce ligament s'insère sur la protubérance occipitale externe et sur la crête médiane située au-dessous, sans compter ses points de contact avec les tendons

des muscles environnants (fig. 17, Lun). Dans notre crâne fossile la protubérance est remplacée par une région rugueuse, dont on ne peut apprécier exactement la partie réservée à l'insertion de ce ligament, pas plus que celle donnée par la crête sous-jacente qui est détruite ici. Cependant sur un fragment d'occipital que j'ai recueilli à La Quina (Homo 11), cette crête est singulièrement accentuée et les fossettes qui la limitent latéralement sont profondes. Il y a donc lieu de penser que ce ligament rudimentaire dans la race actuelle¹ était plus développé dans la race néanderthaliennne, et qu'il pouvait, beaucoup plus que les muscles de la nuque, participer à l'équilibre de la tête.

Chez les enfants en bas-âge, jusqu'à cinq ans, ce ligament, d'après ses insertions, n'est pas très développé. D'autre part l'anatomie comparée nous fait connaître un ligament cervical très puissant chez les animaux quadrupèdes, ceux dont la tête a besoin d'être fortement maintenue.

LES TEMPORAUX

Les temporaux sont relativement bien conservés, j'ai pu les orienter avec facilité lors de la reconstitution du crâne.

L'étude de ces os est intéressante car ils présentent de profondes modifications par rapport aux types humains actuels.

Leur aspect est massif, et leur forme générale est abaissée, c'est-à-dire que l'écaille n'atteint pas la hauteur observée actuellement et l'axe antéro-postérieur semble plus allongé. FRAIPONT et LOHEST ont observé les premiers ces particularités sur les crânes de Spy.

1. TILLAUX. *Anatomie topographique*, p. 467.

Dans le tableau ci-joint j'ai comparé avec quelques types modernes du temporal la longueur et la hauteur prise du bord libre de l'écaille à la portion inférieure de l'os tympanique :

	LONGUEUR	HAUTEUR
La Quina	78	62
Nouvelle Guinée	79	70
Kabyle	85	77
Arabe	88	72
Français.	92	67
<i>id</i>	87	61
Enfant 1 an	63	48

(Mensurations prises en millimètres.)

L'étude de cet os sera simplifiée en abordant principalement les régions qui nous intéressent, sans méconnaître que classiquement P. POIRIER divise le temporal en trois parties : 1° La région squameuse; 2° la région pétreuse avec la mastoïde; 3° l'os tympanique.

RÉGION SQUAMEUSE. — L'écaille du temporal dans sa portion antérieure est plus plate et plus accidentée que dans notre race où on la trouve lisse. Il existe en regard de l'apophyse zygomatique une gouttière profonde dirigée de haut en bas et d'arrière en avant qui livre passage au muscle temporal. Plus en arrière, vers la partie moyenne, la face externe de l'écaille est barrée par la crête sus-mastoïdienne très prononcée ici. Cette crête prolonge l'arcade zygomatique en arrière et en haut; elle est moins marquée à la hauteur du conduit auditif, mais au delà, son relief est très accentué. Elle s'arrête à la suture temporo-pariétale et c'est avec attention et sous un jour frisant qu'on peut entrevoir son prolongement avec une vague ligne courbe pariétale inférieure. Cette ligne n'a aucune tendance à rejoindre la ligne courbe occipitale supérieure; il n'y a donc pas de

crête temporo-occipitale comme sur le Pithécanthrope et sur le crâne exceptionnel du Turkestan dont M. MANOUVRIER a démontré l'importance dans son excellente étude¹.

En arrière l'écaille se prolonge en une sorte d'éperon précédé d'une échancrure supérieure beaucoup plus accentuée que dans les races actuelles.

Cette pointe pénètre entre l'occipital et le pariétal (fig. 18).

Le bord supérieur de l'écaille est arrondi dans les trois quarts antérieurs et irrégulier dans le quart postérieur.

Le biseau de la suture qui unit le temporal au pariétal est plus épais que chez l'*Homo sapiens* et cette partie très amincie que nous voyons chez lui s'appliquer sur le pariétal est moins haute chez notre homme fossile.

APOPHYSE ZYGOMATIQUE. — L'apophyse zygomatique est de proportions très supérieures à celles que nous observons actuellement. Elle se détache d'un bloc saillant accolé à la région inférieure de l'écaille. Ce bloc osseux qui rappelle davantage celui du gorille est limité en haut par la large gouttière du muscle temporal, en bas par la cavité glénoïde et en dehors par l'émergence de l'apophyse que nous étudions. Les racines de l'apophyse zygomatique sont très nettes et modifiées : ainsi la racine postérieure se continue par une gouttière assez échancrée avec la crête sus-mastoïdienne. Puis la racine inféro-antérieure se dédouble en deux branches qui limitent en avant et en arrière la cavité glénoïde. Chacune de ces deux branches est renforcée à son origine d'un tubercule plus saillant ici que chez l'*Homo sapiens*. La branche postérieure est forte, à bord relevé et parallèle à la fissure de Glaser (fig. 18,3).

1. L. MANOUVRIER. Deuxième note sur le Pithecanthropus. *Bull. Soc. Anthropol.* Paris, 1895, p. 596.

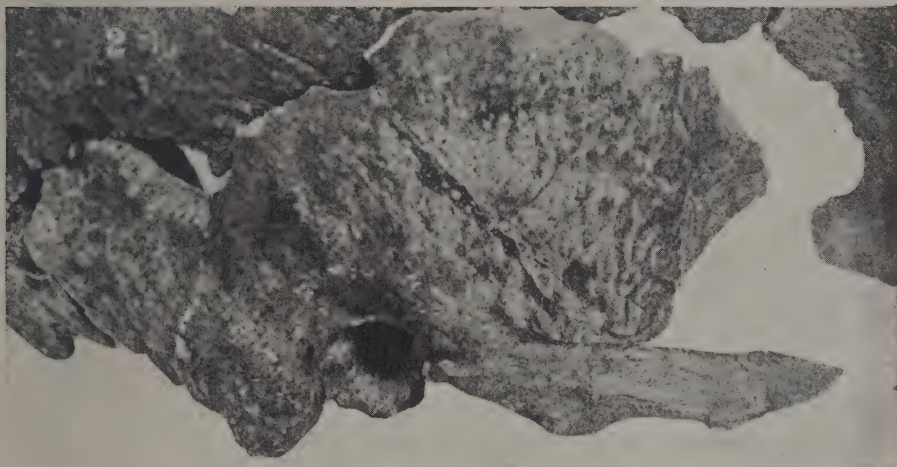


Fig. 18. — Temporal.

1. Homme français moderne. La position normale du trou auditif est au-dessous de la ligne qui prolonge le bord inférieur de l'arcade zygomatique. — 2. Temporal de Homo 5 (La Quina). Face externe. Le conduit auditif est compris entre les deux lignes qui prolongent les bords supérieur et inférieur de l'arcade zygomatique. — 3. Temporal de Homo 5 (La Quina). — Face inférieure. — *CG*, Cavité glénoïde. — *Ty*, Tympanique. — *AM*, Apophyse mastoïde. — *TS*, Tubercule susmastoidien. — *CS*, Crête sus-mastoidienne. — *AZ*, Apophyse zygomatique et sa longue surface articulaire pour l'apophyse du malaire.

Emergeant ainsi de son bloc, l'apophyse zygomatique se porte en avant en s'écartant du plan de l'écaille plus manifestement que dans les races actuelles. La réflexion en avant est plus brusque et l'échancrure qui limite en arrière la fosse temporale est plus large que dans les types modernes. L'écartement squamo-zygomatique mesure environ 20 millimètres près de la naissance de l'apophyse. Cette mensuration est supérieure à celle des types vivant actuellement. Dans notre squelette à gauche cette apophyse est complète, à droite la région terminale ou articulaire est fracturée.

Indépendamment de sa robusticité, on observe que ses proportions en hauteur et en épaisseur sont assez uniformes, ce qui contraste avec les apophyses actuelles plus grêles et plus irrégulières.

La hauteur en arrière, au niveau du tubercule antérieur, mesure 12 millimètres, puis au niveau d'une légère échancrure je trouve 9 millimètres, au delà 10^{mm},5.

L'épaisseur dans la région moyenne oscille autour de 6 millimètres, vers la racine elle augmente sensiblement. Toutes ces mesures sont rarement rencontrées aujourd'hui.

La face externe est un peu rugueuse, sensiblement plane, verticalement elle offre une légère courbe dont la concavité regarde en dedans ; horizontalement la courbe à concavité interne est plus régulière, plus uniforme qu'actuellement.

Cette courbure ne rétrécit nullement la fosse temporale, car nous avons vu qu'à son origine, l'apophyse se détachait à grande distance de l'écaille temporale.

La face interne de l'apophyse est très légèrement concave dans le sens vertical et beaucoup plus dans le sens horizontal ; sa surface n'est pas entièrement lisse, dans le tiers postérieur, surtout du côté droit, j'ai constaté de petites

colonnes osseuses. Ordinairement cette région est lisse ou très peu rugueuse; je pense que les saillies constatées donnaient des attaches à un important faisceau postérieur massetérien. Dans les différentes races actuelles je n'ai pu retrouver ces colonnettes, mais chez le gorille il existe une forte colonne qui traverse obliquement de haut en bas et d'avant en arrière la moitié de la face interne de l'apophyse et qui paraît avoir beaucoup d'analogie avec la particularité observée sur le crâne de La Quina.

Le bord inférieur est épais, rugueux, arrondi et non tranchant, sa longueur est de 19 millimètres du tubercule zygomatique antérieur au point déclive de la surface articulaire de l'apophyse zygomatique du malaire.

Le bord supérieur de l'apophyse est beaucoup plus long, une légère concavité est visible en arrière au point où il se perd dans le plan qui limite postérieurement la fosse temporale; d'une certaine épaisseur dans cette région, il va en s'amincissant dans son trajet postéro-antérieur. Cet amincissement toutefois n'est pas comparable à celui de l'homme moderne, où ce bord est presque tranchant.

L'extrémité antérieure s'articule avec l'apophyse postérieure du malaire; la face articulaire est taillée en biseau aux dépens du bord inférieur, cette surface est étendue, longue de 18 millimètres, de forme triangulaire allongée, son sommet est dirigé en avant. La surface articulaire est plane, non tourmentée, ni sinueuse comme on le voit chez l'*Homo sapiens*. Il en résulte une suture rectiligne à denticules très fins.

Cette description devrait être complétée par celle de l'apophyse zygomatique du malaire pour permettre d'étudier la fosse temporale dans son ensemble. Malheureusement sur notre crâne, cette apophyse malaire n'est pas complète; des

deux côtés le contact articulaire manque, mais la notable portion conservée à gauche permet de limiter très exactement la fosse temporale.

Le bord inférieur de l'arcade se termine sur le malaire en subissant un fort épaissement et en se recourbant largement. Il s'ensuit que l'arcade zygomatique conserve en avant l'écartement exagéré que nous lui avons vu en arrière.

L'étude des parois osseuses nous a montré que la loge des muscles masticateurs était très vaste, et si nous avons observé une légère réduction en hauteur à cause du tassement vertical de l'écaille, son volume n'en est pas moins considérable; une large compensation est fournie par l'écartement de l'arcade et l'évidement des plans antérieurs et postérieurs, qu'on pourrait considérer comme des fosses secondaires.

La fosse temporale est encore caractérisée par sa forme ellipsoïde. Lorsqu'on examine sa projection horizontale, non seulement elle apparaît allongée mais aussi plus régulièrement creusée, principalement sur sa paroi interne; là le sphénoïde et la portion limitante de l'écaille sont reportés en dedans, alors que dans nos races ces mêmes régions viennent faire comme saillie à l'intérieur de la fosse.

Le muscle temporal trouvait dans cette vaste loge les conditions d'un développement considérable.

La trace de ses insertions sur la partie moyenne de la ligne courbe pariétale inférieure est vague et même celles de l'aponévrose ne peuvent se reconnaître. Mais tout au contraire, à son origine, la ligne courbe qui prend naissance en arrière de l'apophyse orbitaire externe du frontal se présente sous la forme d'une crête noduleuse saillante à concavité inférieure longue de 33 millimètres y compris la par-

tie coudée antérieure. Cette disposition indique certainement l'existence d'un puissant faisceau musculaire antérieur appartenant au muscle temporal.

Nous voyons encore sur la face interne de l'apophyse zygomatique des aspérités exceptionnelles qui prouvent bien de solides attaches musculaires.

Les trois faisceaux du muscle temporal constituaient une masse importante et d'une épaisseur proportionnelle à l'écartement de l'arcade zygomatique.

On sait que le faisceau postérieur du muscle temporal ramène le condyle en arrière dans la cavité glénoïde, quand il a été porté en avant dans le jeu articulaire, ici ce faisceau était puissant car nous connaissons les vastes proportions de sa loge dans l'arrière-fosse temporale.

Le masseter dont le faisceau antérieur s'insère sur les deux tiers antérieurs du bord inférieur de l'arcade zygomatique trouvait dans la région que j'ai signalée avec de fortes aspérités, une profonde insertion. Son faisceau postérieur était relativement moins fort.

Ces deux muscles assuraient donc puissamment les mouvements d'élévation de la mâchoire et présidaient à une mastication vigoureuse sur laquelle je m'étendrai dans le chapitre des dents.

CAVITÉ GLÉNOÏDE (fig. 18, 3, CG). — Les caractères de cette cavité sont très particuliers. Sa surface est spacieuse et sa profondeur peu marquée. Si on la compare à des cavités glénoïdes d'hommes modernes de toutes races (sauf chez l'enfant jusqu'à la deuxième année où elle reste plate), on peut dire que dans la race néanderthaliennne elle ne présente pas de profonde excavation pour loger le condyle du maxillaire inférieur. Ce caractère est constant sur tous les

hommes fossiles. Ici il ne subit aucune atténuation et se rapproche de celui observé chez les anthropoïdes, surtout le chimpanzé.

La surface est sensiblement un ellipsoïde à grand axe transversal, mesurant approximativement 26 millimètres, tandis que le diamètre antéro-postérieur est de 19 millimètres. Chez l'homme actuel le grand axe est généralement dirigé de dehors en dedans et d'avant en arrière, mais il existe aussi de nombreuses variantes; chez ce néanderthalien cet axe est nettement transversal. Cette disposition semble intermédiaire entre celle des crânes humains modernes et celle des anthropoïdes où l'axe a tendance à se porter en avant.

Les limites de cette cavité sont ainsi très modifiées; le condyle temporal qui forme le bord antérieur de la cavité est effacé mais à un degré moindre que chez les anthropoïdes où il est complètement aplati.

Le bord interne est constitué par une large expansion appartenant à l'os temporal qui rejoint la région de l'épine du sphénoïde. Ainsi que l'a fait remarquer M. BOULE cette épine du sphénoïde ne participe pas à la cavité articulaire. Je retrouve cette même disposition sur un jeune chimpanzé dont les sutures ne sont pas ossifiées.

Ce bord interne est assez saillant, c'est même le plus élevé des quatre bords. Chez le gorille cette disposition est encore plus accentuée: le bord interne est transformé en un véritable tubercule qui se détache de l'os temporal.

Sur un crâne humain de la Nouvelle Guinée et sur un autre des Iles Salomon, l'épine du sphénoïde se tient à distance de la cavité articulaire, celle-ci étant entièrement creusée dans le temporal.

Sur notre fossile le bord externe est long, environ 21 mil-

limètres, il est mousse, même relevé en arrière ; cette dernière particularité semble remplacer l'échancrure profonde qu'on observe actuellement.

Il s'en suit que des deux tubercules zygomatiques, l'antérieur seul est saillant, tandis que le postérieur se confond dans le renforcement de la racine zygomatique postérieure saillante. Un sillon supérieur accentue la disposition de cette racine, il se réfléchit en arrière et en dedans pour se confondre avec la scissure de Glaser.

Les limites postérieures de la cavité glénoïde sont plus délicates à établir. Nous avons vu que le tubercule postérieur était, sinon saillant, du moins confondu avec une sorte de bourrelet qui se réfléchit en dedans en formant la lèvre antérieure de la scissure de Glaser ; chez le gorille ce bourrelet est transformé en une véritable crête transversale. C'est au niveau de ce bourrelet qu'il faut limiter la cavité glénoïde. Ici, nous le trouvons appuyé sur la face antérieure de l'os tympanal ; à cause de son relief il peut servir de heurtoir efficace, le condyle du maxillaire inférieur trouvant un point d'arrêt dans toute l'étendue du bord postérieur.

Chez l'homme moderne la butée du condyle mandibulaire semble limitée à la moitié externe de ce bord postérieur.

L'anatomie classique de l'homme nous apprend que la cavité glénoïde n'est pas articulaire dans toute son étendue et que seule sa portion antérieure, limitée par la scissure de Glaser est en contact avec le condyle, tandis que la région postérieure de la cavité est comblée par du tissu cellulo-graisseux. Cette observation doit s'appliquer à notre homme fossile peut-être avec plus d'évidence encore car la surface articulaire ne se prolonge pas sur le mur tympa-

nique qui limite en arrière la cavité glénoïde. Sur les crânes modernes on pourrait parfois hésiter ; ici, sans aucun doute, le condyle mandibulaire ne touche pas le tympanique.

La scissure de Glaser chez notre fossile a une orientation identique à celle de Spy et de La Chapelle aux Saints ; sa direction est franchement transversale alors que chez l'homme actuel son extrémité interne est dirigée en avant, comme chez les anthropoïdes.

OS TYMPANIQUE. — La portion inféro-externe de l'os tympanique manque sur notre crâne, toutefois il est suffisamment représenté pour pouvoir être étudié (fig. 18, 3, Ty).

Cet os incomplètement tubulaire et très irrégulier ne correspond pas exactement au type actuel. Sa face antérieure est haute, verticale, dans un plan presque perpendiculaire à celui de la cavité glénoïde. Son bord supérieur apparent limite en arrière la scissure de Glaser, il est rectiligne et non ondulé. Chez l'homme actuel la face antérieure est reportée en arrière ; cependant sur un crâne de la Nouvelle Guinée, je la trouve très développée et verticale.

La face postérieure est en partie soudée à la région pré-mastoïdienne, elle montre dans sa région libre des anfractuosités assez accentuées.

Ces deux faces se réunissent inférieurement et forment une crête saillante, tranchante, plus transversale et plus étendue que chez l'*Homo sapiens*.

A sa limite interne la crête porte un infundibulum qui loge une apophyse styloïde d'apparence assez grêle. Le point d'implantation de cette apophyse paraît plus rapproché du centre basilaire, mais cette disposition tient surtout à la longueur de l'os tympanique qui épouse la longueur exagérée de la cavité glénoïde.

Du centre de l'apophyse styloïde à la limite externe du conduit auditif je trouve à La Quina 20 millimètres, tandis que cette même mesure est souvent inférieure à 15 millimètres dans les races actuelles.

Sur les crânes de gorille et de chimpanzé que j'ai examinés je ne trouve pas trace de cette crête, mais au contraire une surface lisse et rectangulaire qui répond à la paroi inférieure du conduit auditif externe et la face antérieure du tympanique n'offre pas, chez ces singes, un mur élevé qui limite en arrière la cavité glénoïde. Toutefois chez le jeune chimpanzé une facette du tympanique participe à la cavité articulaire.

CONDUIT AUDITIF. — Formé par l'enroulement de l'os tympanique, ce conduit dont l'expansion extérieure est brisée sur notre crâne, offre en bas et en arrière des parois relativement épaisses. L'orifice est rond et non elliptique comme à La Chapelle. Son orientation est très intéressante, car il se trouve placé plus haut que dans les races actuelles. En effet, en traçant une ligne horizontale qui coupe en deux parties égales la face externe de l'arcade zygomatique, et en prolongeant cette ligne en arrière; elle passe exactement par le centre du conduit auditif comme chez le gorille. Au contraire chez l'homme actuel la ligne passe à un centimètre environ au-dessus.

La position est intermédiaire chez le chimpanzé (fig. 18, 1, 2).

APOPHYSE MASTOÏDE. — On a constaté sur tous les crânes néanderthaliens la réduction des apophyses mastoïdes et sur la pièce de La Quina cette atrophie est bien nette. Elle atteint même un fort degré d'aplatissement sur le crâne

d'enfant moustérien de huit ans de La Quina (Homo 18)¹.

C'est un caractère spécifique de cette race disparue, mais ainsi que le fait remarquer M. BOULE cette atténuation peut se retrouver aujourd'hui (fig. 18, 2, 3, A. M.).

Bien que l'extrême pointe de l'apophyse soit ici de chaque côté écrasée, il est facile d'en prolonger les contours pour retrouver sa physionomie.

L'apophyse mastoïde est large dans le sens antéro-postérieur et plutôt peu épaisse transversalement. Sa hauteur est d'environ 21 millimètres; j'ai pris cette mensuration en projetant sur la base de l'apophyse le bord supérieur du conduit auditif et en mesurant la distance qui sépare la pointe de l'apophyse de cette ligne.

Le même procédé sur un arabe à fortes mastoïdes me donne 36 millimètres, mais dans beaucoup d'os modernes la mesure est moindre.

Chez le gorille elle est plus étendue que saillante. Sa largeur dans la partie moyenne donne 20 millimètres. Sa face externe est très rugueuse; elle offre un véritable nodule, gros comme un pois, situé à 18 millimètres de la pointe, non sur la région médiane, mais plus près du conduit auditif. Je n'ai rencontré cette particularité sur aucun crâne.

Cette surface externe, par ses profondes rugosités, donnait au splénus et au sterno-cléido-occipito-mastoïdien de solides implantations et je pense que le chef mastoïdien de ce dernier muscle qui s'insère au-dessus du splénus, trouvait sur ce nodule une amplification pour son insertion.

L'atténuation de cette apophyse n'implique d'ailleurs pas l'atrophie des muscles qui s'y inséraient, la qualité de

1. Dr Henri MARTIN. Présentation d'un crâne d'enfant âgé de 8 ans trouvé en place dans le moustérien supérieur de La Quina (Charente). *Bull. Soc. Anthropol.* Paris, séance du 18 mars 1920, VII^e série. T. I, p. 113.

la surface avec ses aspérités semble contrebalancer sa réduction en superficie.

En dedans de l'apophyse on trouve la rainure du digastrique en meilleur état du côté droit ; elle appartient au type plutôt large (4 millimètres), elle n'est pas dédoublée et sa surface est lisse.

Cette rainure décrit une courbe légère qui contourne la mastoïde, elle regarde plus en dehors que sur mes crânes de comparaison.

ROCHERS. — Les deux rochers sont en assez bon état, mais les extrémités de la pyramide en rapport avec le sphénoïde manquent.

La face antérieure se rapproche beaucoup du plan horizontal, elle n'est pas inclinée en bas comme chez l'*Homo sapiens* ; cette disposition diminue la profondeur de la fosse sphéno-temporale ou étage moyen.

La face antérieure du rocher est moins mamelonnée, un seul tubercule est très saillant, oblong, orienté suivant le grand axe du rocher, c'est l'*eminentia arcuata*, qui peut-être cache un canal semi-circulaire développé.

La face postérieure de la pyramide est située dans un plan plus vertical que chez l'homme actuel, la fosse cérébelleuse qui est limitée en avant par cette face est donc accentuée en profondeur.

Le bord du conduit auditif interne est régulier et rond, il est largement ouvert puisque je lui trouve 5 millimètres de diamètre. Le nerf facial et le nerf auditif, sans compter le nerf intermédiaire de Wrisberg et l'artère auditive interne, trouvaient un vaste passage dans ce canal.

En dehors de l'orifice interne du conduit auditif, sur la même ligne horizontale, à 4 millimètres, se trouve la trace

de la *fossa sub-arcuata*; elle est plus accentuée du côté gauche où elle apparaît comme un vallonnement irrégulier avec un petit nodule. Toutefois l'orifice du canal pétro-mastoidien, qui en est le vestige, n'a pas de proportions exagérées.

Vers la région externe de cette face postérieure la portion temporale du sinus transverse apparaît assez étroite et profonde. Le sinus empiète même sur le bord supérieur de l'arête et la creuse. Cette disposition est plus accentuée du côté droit. Actuellement ce bord présente l'empreinte très marquée du sinus pétreux supérieur, tandis que chez notre néanderthalien je n'en retrouve que l'ébauche.

La base des rochers n'est pas intacte, on voit le canal carotidien ouvert, car sa paroi inférieure manque, d'autre part le trou stylo-mastoidien existe mais il n'offre rien de particulier.

L'union de la face antérieure du rocher et de la face interne de l'écaille se fait suivant deux plans qui se coupent presque à angle droit. Ces surfaces sont relativement planes, la fosse et les dépressions secondaires sont atténuées.

Sur la face interne de l'écaille on remarque toutefois les impressions des circonvolutions temporales et un nodule assez gros vers la région antéro-inférieure.

Le sillon pétro-squameux est très marqué, profond et sinueux.

Les impressions de l'artère méningée moyenne sont fines et peu profondes.

SPHÉNOÏDE

La région sphénoïdale du crâne est en fort mauvais état, les débris sont trop nombreux et trop petits pour tenter des rapprochements.

Un des fragments mesure 33×20 millimètres, il appartient à la grande aile droite, il a pu être mis exactement en place.

Ce fragment fait partie du plan zygomatique, il s'articule avec le temporal (région interne de la cavité glénoïde) par une surface très large, en biseau, mais extérieurement on découvre des denticules articulaires plus saillants que ceux observés habituellement chez l'homme actuel.

Ce fragment correspond à la partie inférieure de la face externe de la grande aile, il est compris dans les parois de la fosse zygomatique où le faisceau supérieur du muscle ptérygoïdien externe s'insère. Cette surface lisse, légèrement concave est orientée dans un plan horizontal, tandis que actuellement cette même région est sensiblement plus réduite, légèrement inclinée de haut en bas et de dehors en dedans et un peu concave. Cette modification tient probablement au surbaissement de la base du crâne, en tout cas cette large surface répond aux insertions d'un muscle vigoureux, dont les fonctions étaient d'assurer la diduction et la projection en avant de la mandibule.

Sur ce fragment du sphénoïde on découvre encore le trou ovale largement taillé; son bord est épais et la branche maxillaire inférieure du trijumeau y trouvait un large passage.

Par contre le petit trou rond qui laisse passer l'artère méningée moyenne est petit.

MALAIRES

Depuis longtemps les caractères néanderthaliens de l'os malaire ont été décrits et ses modifications très accentuées existent à La Quina.

Ce qui frappe le plus sur cet os, c'est son degré d'aplatissement et son orientation.

Sa face externe haute de 44 millimètres est plane et regarde beaucoup plus en avant que chez l'*Homo sapiens*, son degré de courbure est donc bien moindre.

En examinant son bord antéro-inférieur, celui qui est en rapport avec le maxillaire supérieur on ne trouve pas l'incurvation si prononcée qui va au-devant de la pyramide du maxillaire dans les races actuelles. D'autre part, il existe chez l'homme moderne dans cette région sous la pyramide une fosse souvent profonde dite : *fosse canine*. Chez ce néanderthalien cette fosse manque, car la projection en avant de la face modifie non seulement la forme du maxillaire supérieur, mais aussi celle du malaire.

La surface antéro-interne, celle qui s'articule avec la pyramide du maxillaire est triangulaire. Sa hauteur est de 22 millimètres, sa base de 18 millimètres, elle est par conséquent très vaste. Cette surface articulaire est creusée d'une cavité à paroi lisse, elle est plus profonde du côté gauche où elle peut admettre un gros pois. Cette cavité représente très probablement un prolongement du sinus maxillaire ; malheureusement la portion correspondante du maxillaire manque et je ne puis l'affirmer.

L'apophyse supérieure de l'os malaire, ou apophyse frontale est puissante, elle correspond aux vastes dimensions de l'apophyse orbitaire du frontal que j'ai décrite précédemment ; elle est profonde et limite par sa face postérieure la région antérieure de la fosse temporale dont nous connaissons l'ampleur. Cette largeur me donne 17 millimètres.

L'apophyse zygomatique se détache du corps du malaire sous un angle droit, elle mesure 12 millimètres de hauteur

à sa naissance. L'extrémité libre est fracturée à droite et incomplète à gauche.

J'ai signalé déjà l'état du bord inférieur, celui qui donne insertion au masséter, en avant, dans sa partie incurvée, il est épais, fortement rugueux, et devient plus tranchant à 2 centimètres en arrière.

Le bord orbitaire suit la courbe arrondie et large amorcée par le bord orbitaire du frontal, mais je le trouve plus tranchant que sur les crânes de différentes races que j'ai examinés. Ce bord tranchant existe chez le jeune chimpanzé.

La face orbitaire est régulièrement concave, largement excavée et sans dépressions.

J'ai déjà décrit l'aspect de la face postérieure, haute et uniformément large ; c'est la région antérieure de la fosse temporale qui chez l'*Homo sapiens* se termine souvent par un infundibulum ; ici, chez notre fossile, elle est régulièrement excavée comme chez les anthropoïdes.

CHAPITRE V

L'ENCÉPHALE

L'étude précédente concernant les os du crâne, à laquelle j'ai joint celle du malaire pour faciliter la description de la fosse temporale, doit être suivie rationnellement des recherches effectuées sur l'encéphale.

Pour exécuter le moulage interne du crâne, opération assez délicate sur des os fragiles comme ceux-ci, je me suis assuré l'aide d'un artiste, habile mouleur, M. LASNON. Le résultat a été très encourageant, puisque R. ANTHONY, qui était tout qualifié par ses importants travaux sur la question, pour étudier ce cerveau, a trouvé le moulage correct.

L'importante étude de R. ANTHONY sur l'encéphale de La Quina a paru dans le *Bulletin de la Société d'Anthropologie de Paris* (6 mars 1913) et je me bornerai à transcrire ici ses conclusions.

« L'encéphale de La Quina est plus réduit que ceux de La Chapelle et de Néanderthal, plus volumineux au contraire que celui de Gibraltar.

Les Néanderthaliens ne semblent pas d'ailleurs différer essentiellement des hommes actuels au point de vue du volume encéphalique absolu, et les variations que subit

ce volume, paraissent être du même ordre chez les uns comme chez les autres.

Au point de vue de la forme générale l'encéphale de l'Homme de La Quina est du même type que celui des Hommes de La Chapelle et de Néanderthal, et, autant qu'on en puisse juger, de Gibraltar.

A cet égard, on peut cependant diviser en deux catégories ces néanderthaliens.

Dans un premier groupe, l'encéphale est caractérisé par un volume absolu plus considérable, un indice céphalique plus fort, un élargissement transversal dans la région temporale postérieure plus accusé, un surbaissement moins prononcé, un rapport de la courbe frontale latérale à la courbe antéro-postérieure latérale légèrement plus faible. Ce groupe comprend les encéphales de La Chapelle et de Néanderthal.

Un volume absolu moins considérable, un indice céphalique plus faible, un élargissement transversal moins accusé de la région temporo-pariétale, un surbaissement plus prononcé, un rapport de la courbe frontale latérale à la courbe antéro-postérieure latérale légèrement plus fort, caractérisent au contraire l'encéphale de La Quina (Indice céphalique 73,8 — Indice de hauteur 31,8. Rapport de la courbe frontale latérale à la courbe antéro-postérieure latérale 35). Bien que l'encéphale de Gibraltar ait vraisemblablement un indice cérébral et un indice de hauteur plus forts que ceux de l'encéphale de l'Homme de la Charente, il se rapproche de ce dernier par son volume absolu. Si l'on admet que les différences sexuelles de la forme générale de l'encéphale sont de même ordre chez les Néanderthaliens que chez les hommes d'aujourd'hui, les encéphales de La Chapelle et de Néanderthal présenteraient des caractères masculins

alors que celui de La Quina présenterait des caractères féminins. Ces caractères sont moins nets chez l'individu de Gibraltar qui semble cependant par l'ensemble de sa morphologie osseuse devoir être rattaché au sexe féminin.

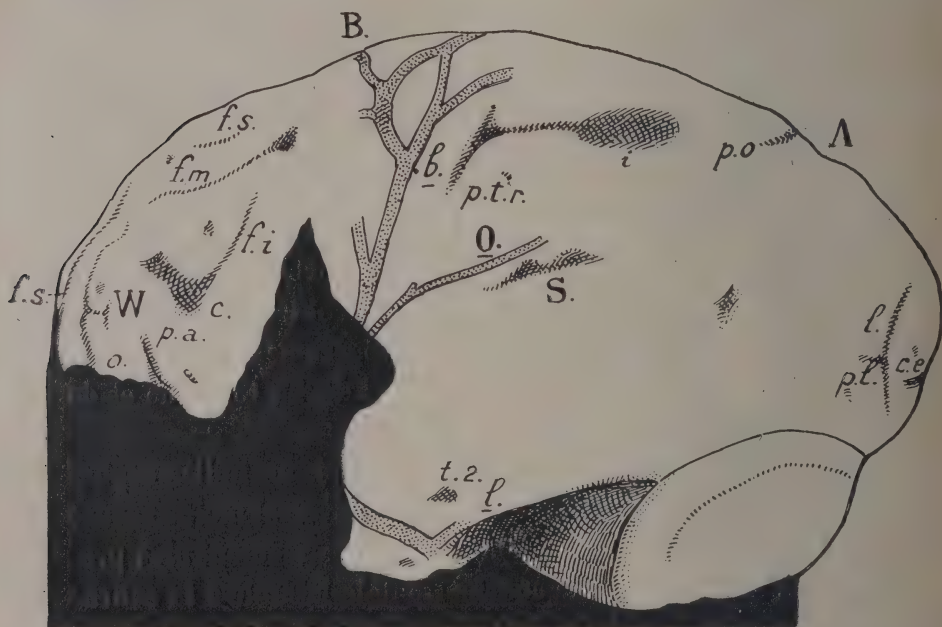


Fig. 19. — Empreintes sur le moulage endocranien de La Quina
(d'après R. ANTHONY).

Vue latérale gauche. Dessin d'après une photographie. En grisé, les vaisseaux méningés; *b.*, rameau bregmatique; *O.*, rameau oblique; *l.*, rameau lambdatique; *B.*, Bregma; *C.*, Lambda; *f. s.*, sulcus frontalis superior; *f. m.*, frontalis medius; *f. i.*, frontalis inferior; *o.*, orbitalis; *C.*, incisure du cap; *W.*, fronto-marginalis de Wernicke; *p. a.*, branche présylvienne antérieure; *p. t. r.*, post-rolandique; *i.*, intraparietalis; *S.*, complexe sylvien; *p. o.*, fissura parieto-occipitalis; *t. 2.*, temporalis 2; *l.*, sulcus lunatus; *p. l.*, prœlunatus; *c. e.*, calcarinus externus.

L'encéphale de l'Homme de la Charente présente également comme ceux de La Chapelle et de Néanderthal un rétrécissement notable des lobes frontaux (ce caractère est même chez lui particulièrement accusé), un surplombement également notable, quoique moins marqué que chez l'Homme de la Corrèze, des lobes occipitaux au-dessus du

cervelet, et un écartement considérable des lobes cérébelleux latéraux qui ne font qu'une faible saillie. Comme ceux

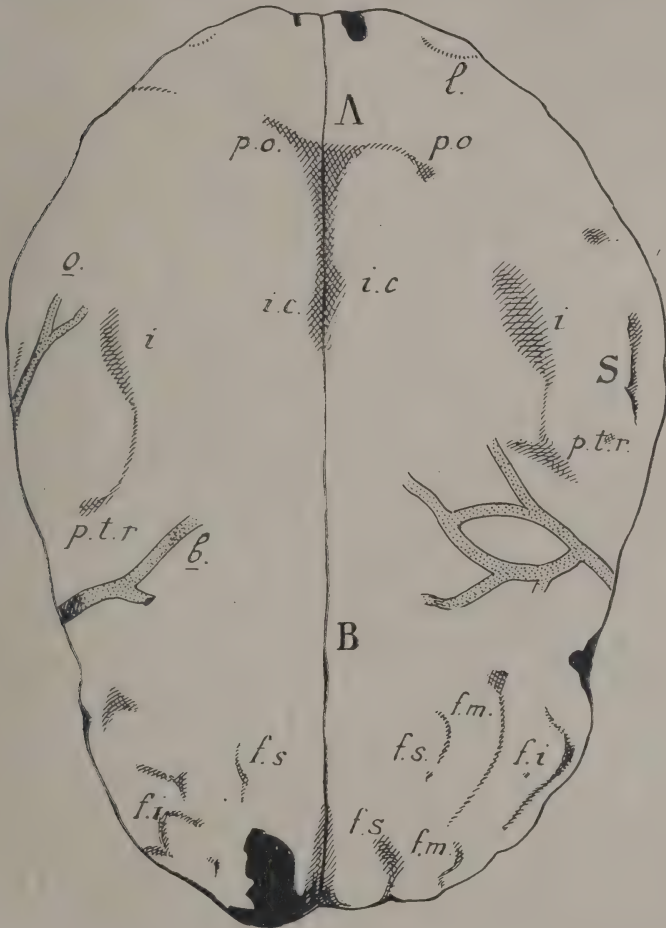


Fig. 20. — Empreintes sur le moulage endocranien de La Quina.

Les vaisseaux sont en grisé. *i. c.*, incisura sulci cinguli. Pour la signification des autres lettres voir la figure 19 (d'après R. ANTHONY. Figures de la *Revue anthropologique*).

de La Chapelle et de Néanderthal, l'encéphale de La Quina est asymétrique. Chez les Hommes de la Corrèze et de la Charente c'est l'hémisphère gauche qui est légèrement

plus développé que le droit. Chez celui de Néanderthal c'est le contraire qui a lieu. Notons que chez les hommes actuels, surtout dans les races supérieures, les asymétries sont à peu près constantes et généralement peu accentuées; les *Anthropoïdes* sont au contraire le plus souvent l'encéphale à peu près symétrique. Les différences sont moins marquées chez l'individu de La Quina que chez les deux autres néanderthaliens.

Chez l'Homme de La Quina le sinus latéral droit semble, comme cela se voit chez l'homme actuel, être légèrement plus important que le gauche.

D'autre part les rameaux de l'artère méningée moyenne se subdivisent suivant le type 3 ou le type 4 de Giuffrida RUGGERI. Il en est de même chez l'Homme de La Chapelle.

Chez l'Homme de Néanderthal au contraire on serait plutôt en présence du type 2 *b* de ce même auteur.

Sans atteindre la délicatesse qu'elles ont généralement sur un cerveau d'Européen actuel les circonvolutions néopalléales de l'Homme de La Quina présentent un aspect moins grossier que celles des Hommes de La Chapelle et de Néanderthal. Cette différence est en rapport, à mon avis, avec le fait d'un moindre étalement de l'encéphale dans le sens transversal. Au point de vue de la position et de la direction des scissures de Sylvius et de Rolando, l'Homme de La Quina est dans l'ensemble, comme ceux de La Chapelle et de Néanderthal intermédiaire entre l'homme actuel et les *Anthropoïdes*.

L'encéphale de La Quina aussi bien que ceux de La Chapelle et de Néanderthal est caractérisé ainsi que ceux des hommes actuels et par opposition à ceux des singes en général et des *Anthropoïdes* en particulier, par la présence d'un opercule frontal ou cap de Broca situé au-devant de

l'insula antérieure de Marchand. Mais chez les trois Néanderthaliens ce cap grossier et large, en forme d'**U** très ouvert, ne devait recouvrir qu'incomplètement cette insula antérieure. Les branches présylviennes qui le limitent sont bien formées, mais l'antérieure au lieu d'être horizontale comme chez l'homme actuel est sensiblement verticale, conservant la direction qu'affecte le fronto-orbitaire chez les Anthropoïdes. Cette disposition paraît être en rapport avec la platyencéphalie, de plus, le sillon axial de l'opercule frontal (incisure du cap) au lieu d'être oblique de haut en bas et d'avant en arrière se dirige de haut en bas et d'arrière en avant. En somme l'opercule frontal des Néanderthaliens est intermédiaire entre celui des hommes actuels et celui dont on peut constater exceptionnellement la présence chez certains Anthropoïdes particulièrement évolués. Le chimpanzé n° 1908-185 des Collections d'Anatomie comparée est dans ce cas.

Comme chez l'Homme de La Chapelle et celui de Néanderthal le *sulcus lunatus* existait très certainement chez l'Homme de La Quina et présentait un développement plus considérable à gauche qu'à droite. Il se rapprochait beaucoup de celui décrit chez un Tasmanien par G. ELLIOT-SMITH.

Enfin, rappelons qu'au point de vue du développement relatif de lobes cérébraux, les Hommes de La Quina et de La Chapelle paraissent être identiques ;

	I FRONTAL	I OCCIPITAL	I PARIÉTAL	I TEMPORAL
La Quina.	35,70	13,10	27,05	24,15
La Chapelle	35,75	12,05	27,15	25,05

Ces chiffres classent nettement, particulièrement en ce qui concerne le lobe frontal, nos Néanderthaliens entre les Anthropoïdes et les hommes actuels (Indice frontal moyen des Anthropoïdes que j'ai examinés avec M. M. BOULE : 32,2. Indice frontal moyen des hommes actuels 43,2). »

R. ANTHONY.

CHAPITRE VI

LES MAXILLAIRES. LES DENTS. LA MASTICATION

Maxillaire supérieur. — L'état du maxillaire supérieur est très défectueux ; du côté gauche cependant un grand fragment subsiste s'étendant de la première incisive à la deuxième molaire. Ses dimensions correspondent à 7 centimètres de long et 3 centimètres de haut.

Dans la région antérieure, depuis la canine droite jusqu'à la ligne médiane, la fracture ne permet aucune juxtaposition certaine. A gauche, le palais est incomplet, à droite il manque.

La denture peut compter comme l'une des plus importantes connues, elle est complète sauf les deux incisives droites.

J'ai déjà expliqué le traumatisme qui avait comprimé le crâne et la face sur leur plan latéral gauche et supposé qu'une pression très puissante sur le maxillaire supérieur et sur l'inférieur avait déterminé au niveau des symphyses une rupture et un morcellement.

Du côté droit j'ai pu cependant orienter les dents assez exactement à cause de leurs facettes d'usure, les réunir avec de la cire et placer quelques fragments osseux repérés sur le bloc d'argile sableuse, mais si le côté gauche de l'arcade n'avait été conservé, je n'aurais pas osé, sans ce

modèle, tenter la restauration et l'orientation de la denture droite. Comme chez les autres Néanderthaliens ce maxillaire est haut, il tombe droit et était projeté en avant sans prognatisme alvéolaire.

Sur les fragments de la face antérieure on ne trouve pas de sillons profonds, la fosse canine n'existe pas, car entre la base de l'apophyse nasale et la pyramide, la région n'est pas excavée sur la verticale des prémolaires. Une légère gouttière verticale, allongée, se trouve entre la canine et la deuxième incisive.

Un fragment libre que je n'ai pu juxtaposer exactement contient le trou sous-orbitaire gauche; il est elliptique transversal; son bord supérieur est tranchant et son grand axe mesure 6 millimètres. A l'intérieur on voit une cloison verticale qui divise le canal en deux conduits secondaires.

La surface externe du maxillaire est légèrement rugueuse ou chagrinée.

Du côté gauche à l'extérieur, le bord alvéolaire manque au niveau de la PM^2 et de M' . Contre les deux dernières grosses molaires ce bord est formé par la réunion longitudinale de trois tubercules saillants, qui correspondent probablement au bourrelet très accentué signalé dans la même région sur la mâchoire de Spy. Je ne retrouve pas ces tubercules sur les crânes modernes.

A la face interne le rebord alvéolaire est intact au niveau des prémolaires et de la canine, où les échancrures en ogive découvrent un peu les racines.

Un espace de 3 millimètres existe entre la C et la I^2 , les alvéoles de ces dents sont séparées par une paroi labio-buccale épaisse, il en résulte un *diastème* des plus marqués; disposition rare aujourd'hui, mais accentuée chez les Anthro-poides. Cet espace est occupé chez les singes par la pointe

de la canine inférieure. Sur ce Néanderthalien ce caractère est seulement ancestral, car en superposant les deux mâchoires on ne peut plus constater l'engagement cuspidien de la canine inférieure dans cet espace, puisque la cuspidie n'existe plus.

Je n'ai pu me rendre compte de la configuration des alvéoles intacts, qui appartiennent aux **C**, **PM¹**, **PM²** supérieures gauches. Ces dents sont trop solidement enchâssées. Je n'ai osé tenter les extractions, qui auraient pu achever la destruction du maxillaire.

Tous les autres alvéoles sont plus ou moins fragmentés et ne peuvent être décrits. Leur profondeur et leur largeur sont vastes et en rapport avec les racines volumineuses que nous étudierons plus loin.

Le diamètre transversal de la mâchoire supérieure, pris en dehors des dernières grosses molaires, est de 78 millimètres. Son diamètre antéro-postérieur est voisin de 57 millimètres.

L'apophyse palatine, dont il reste un notable fragment à gauche, nous montre un plancher des fosses nasales large et mesurant, pour un côté, 17 millimètres de largeur. La surface est bien excavée et en atteignant le bord antéro-externe de l'os elle se prolonge légèrement en avant au niveau de l'échancrure nasale. Vers la ligne médiane l'épine est fracturée.

La partie inférieure du sinus maxillaire est seule visible, ses parois sont relativement épaisses. Aucune racine dentaire n'y fait hernie. Le plancher de cette cavité est divisé en deux cupules secondaires par une double crête assez en relief qui forme probablement une gouttière vasculaire. La largeur seule du sinus peut être mesurée, elle atteint 19 millimètres.

La voûte palatine est large, car la corde de l'arc palatin donne 46 millimètres.

Telle qu'elle est, cette voûte apparaît large, peu profonde et non rétrécie en arrière. La voussure du palais n'est pas très accentuée; j'ai tenté de mesurer la flèche qui unit le milieu de la voûte à la corde tendue d'un bord alvéolaire à l'autre et j'ai trouvé 12 millimètres.

La surface du palais est garnie d'un réseau d'aspérités, de sillons et de petits orifices qui donnent une adhésion solide à la muqueuse palatine.

Maxillaire inférieur. — La mâchoire inférieure de La Quina est une des plus complètes connues.

Quelques régions sont mutilées mais l'os étant médian et symétrique, on peut cependant en faire une étude complète, les fractures d'un côté ne se retrouvant pas exactement reproduites de l'autre.

Une portion de la branche horizontale droite manque en avant; la fracture n'intéressant pas la ligne médiane, l'étude de cette curieuse région est heureusement possible.

D'autres mutilations se retrouvent sur les bords alvéolaires plus ou moins effondrés, puis sur l'échancrure sigmoïde gauche et le condyle gauche. Les autres régions sont en bon état.

Malgré la fragmentation ancienne de la pièce j'ai pu retrouver les contacts certains de la plupart des fragments.

Comme toutes les autres mâchoires néanderthaliennes celle-ci est énorme; elle se rapproche même de celle de Mauer; son aspect est simien et non humain et la forte dentition avec une progression croissante de la première à la dernière grosse molaire, accentue encore son caractère spécial.

Le bord supérieur ou alvéolaire manque en avant, surtout à droite. Les alvéoles, dans leur partie marginale, existent en plusieurs points; ils sont largement festonnés. Leur profondeur répond aux puissantes racines et nous verrons, lors de la mensuration des dents, combien était énorme le diamètre jugo-buccal pour les molaires.

En arrière de la M^3 , il existe un espace vide, moins accentué dans les races actuelles, qu'on désigne sous le nom de diastème. Cet espace précède la partie antérieure de la branche montante, il est limité en dehors par le bord antérieur de cette branche qui amorce en ce point la ligne oblique externe. De même, la ligne oblique interne, dans sa partie la plus reculée, semble se renforcer pour limiter en dedans ce diastème. En avant la racine distale de la M^3 , en arrière un plan relevé qui rejoint la face interne de l'apophyse coronoïde, circonscrivent l'étendue de cette surface.

Ce diastème qui atteint chez les races modernes primitives 4 millimètres de longueur d'après LE DOUBLE mesure ici 15 millimètres de large, sa longueur est plus difficile à apprécier, car il semble se confondre à grande distance avec la face interne de la branche montante; mais si on prolonge le bord antérieur de cette branche suivant une verticale tombant sur le bord alvéolaire, on trouve entre ce point et la face distale de la M^3 une distance de 12 millimètres.

Les branches horizontales sont disposées en *fer à cheval* ou en **U**, leur écartement en dehors des couronnes des M^3 donne 85 millimètres.

Je n'ose employer pour désigner la forme de l'arcade le mot *parabole* ou *hyperbole*, termes beaucoup trop compliqués, qui demandent, pour être précis, un calcul géométrique

avec *rapports de constantes*, dont la complication dépasse le plan de ce travail. Il est en effet certaines paraboles voisines des hyperboles que les mathématiques seules peuvent résoudre. Je pense que l'anatomie doit employer des termes plus simples.

En avant, au milieu de la symphyse, l'éminence du menton est remplacée par un plan fuyant qui suit une courbe très douce dirigée de haut en bas et d'avant en arrière. L'angle symphysien est d'environ 109° . Je dis environ, car en avant l'état de la symphyse est défectueux. Tel qu'il est, il s'intercale dans la série néanderthaliennne donnée par M. BOULE.

Les branches sont d'une hauteur moyenne avec 34 millimètres; leur épaisseur est de 15 millimètres; l'indice est donc de 44,15; il est plus faible que celui de Malarnaud (60,4) et plus fort que celui des dix Parisiens (40,8) sur lesquels M. BOULE a pris ses mensurations.

L'état des alvéoles rend douteuse la mesure de la hauteur, je l'ai prise en dedans de la branche où le rebord alvéolaire est moins résorbé. D'autre part, le trou mentonnier¹ n'est pas visible ici, il se trouvait vraisemblablement à l'union de trois fragments et sa position n'est donc pas certaine.

La face interne des branches horizontales nous offre une

1. Sur une demi-mandibule gauche (Homo 9) trouvée également à La Quina, mais dans le moustérien supérieur, la disposition du trou mentonnier est très particulière; il existe cinq orifices. L'un principal sur le milieu de la branche un peu en arrière de la PM^2 , puis un groupe de trois orifices plus petits sur la même ligne horizontale, au-dessous du précédent. Ces orifices sont situés sous I^2 , entre C et PM^1 et sous M^1 . Le cinquième orifice est minuscule, il est placé sur la ligne des orifices moyens, entre les deux postérieurs.

Cette multiplicité de trous mentonniers est rare d'après A.-F. LE DOUBLE; il signale dans son excellent livre quelques cas où le groupement est triple, mais non quintuple. D'après cet anatomiste, pour expliquer ces multiples orifices mentonniers, il faut invoquer la phylogénèse humaine. En effet un grand nombre de mammifères présentent plusieurs orifices.

disposition toute particulière. La région symphysienne vue en dedans, par la face supérieure de la mâchoire, apparaît avec une déclivité dirigée de haut en bas et d'avant en arrière, elle suit donc parallèlement l'inclinaison de la face antérieure.

Cette région symphysienne antéro-inférieure aboutit au bord inférieur de la mandibule, transformé ici en une surface plane, horizontale et nullement arrondie comme chez l'homme actuel.

L'intérêt de cette région symphysienne inférieure est d'autant plus grand qu'elle comprend les apophyses geni et que sa mitoyenneté la confond avec le bord inférieur (fig. 21).

En examinant de haut en bas la face postérieure de la symphyse on voit d'abord à 14 millimètres environ au-dessous du bord alvéolaire un large bourrelet transversal qui délimite deux régions : l'une supérieure très déclive en arrière, l'autre inférieure d'une orientation plus verticale. L'excavation très visible située au-dessous de ce bourrelet correspond de chaque côté à la fossette de la glande sublinguale. L'extrémité externe du bourrelet s'incline inférieurement et se confond avec la terminaison de la ligne mylohyoïdienne, qui n'est pas exagérée ici (fig. 21).

Sur la ligne médiane à 26 millimètres du rebord alvéolaire se trouve un groupe de petites aspérités qui débordent un peu de chaque côté. Ce groupe assez serré occupe une surface de 8 millimètres de large sur 6 millimètres de haut ; parmi les aspérités les deux latérales sont allongées transversalement, tandis que les deux autres verticales sont disposées sans symétrie, d'ailleurs leur forme et leur relief sont dissemblables.

Cette région complexe, composée d'éléments nombreux

et très fins semble cependant correspondre aux deux apophyses géni supérieures.

Le trou géni supérieur qui devait surmonter ces vestiges d'apophyses n'est pas visible.

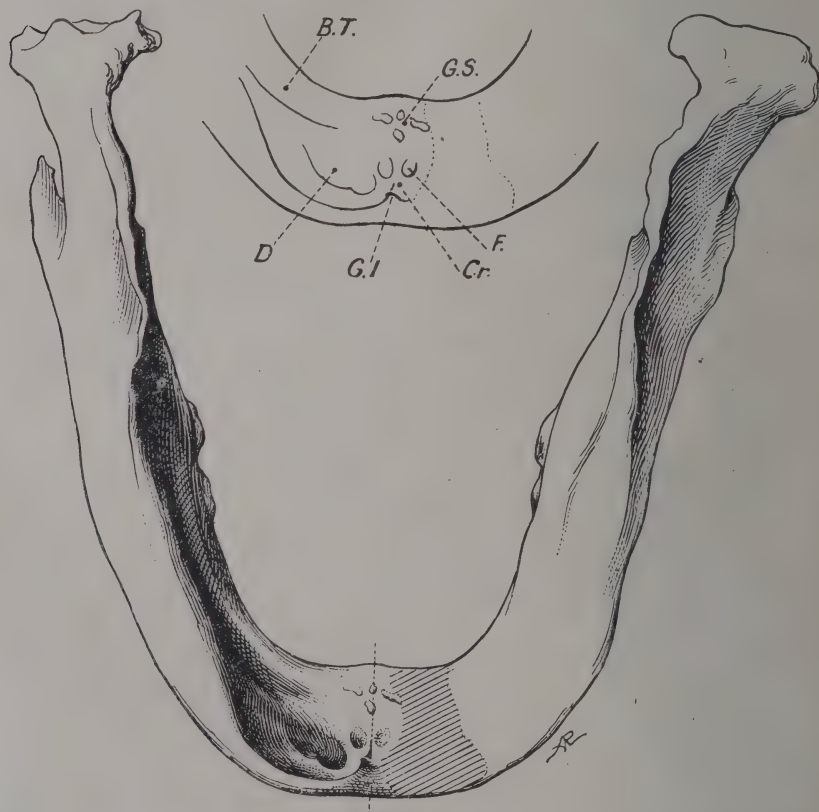


Fig. 21. — *Maxillaire inférieur.*

Vu par le bord inférieur. Région postérieure de la symphyse. *GS*, Apophyses géni supérieures. — *GI*, Apophyses géni inférieures. — *Cr*, Crête. — *D*, Empreintes du digastrique. — *F*, Fossettes. — *BT*, Bourrelet transversal. — A droite de la ligne symphysienne, la partie grisée correspond à une fracture.

Au-dessous de ces aspérités, de chaque côté de la ligne médiane, on voit deux petites fossettes ovales, dont le grand axe vertical mesure 3 millimètres. Ces fossettes sont séparées par une légère crête qui s'accroît dans son trajet

vers le bord inférieur. Cette crête se termine par un tubercule visible seulement à gauche de la ligne médiane. A droite, malheureusement, la fracture intéresse la région ; mais je suppose que là existait un autre tubercule symétrique (fig. 21, Cr).

Toutefois l'unique tubercule apparent à gauche est saillant et son sommet acuminé s'infléchit en dehors. Il appartient nettement au bord inférieur et limite en dedans la fossette du muscle digastrique.

Le muscle génio-hyoïdien devait s'insérer sur la crête médiane et sur les tubercules latéraux, puisque cette région semble correspondre au système des apophyses géni inférieures.

La disposition de ces apophyses géni ne correspond pas exactement aux descriptions données par HAMY pour la mâchoire de Malarnaud¹ et de Gourdan, ni à celle de La Chapelle². A La Quina je ne retrouve pas la même disposition pour les *fossulae supra* et *infra spinata*. Sur la mâchoire de la Charente il existe deux fossettes symétriques à la naissance de la petite crête, ou saillie linéaire qui pourraient avoir une certaine analogie avec les « apophyses limitées par des dépressions qui augmentent les surfaces d'insertion » signalées sur la mâchoire de Spy³.

Toutefois, chez les Néanderthaliens, comme chez les hommes modernes, il faut s'attendre aux nombreuses variétés de la région génienne.

A La Quina, si les apophyses géni ne sont pas individualisées, elles sont remplacées par de petites aspérités qui

1. HAMY. Nouveaux matériaux pour servir à l'étude de la Paléontologie humaine. *Congrès international d'anthrop. préhist.* Paris, 1889, p. 465.

2. M. BOULE. L'homme fossile de la Chapelle aux Saints. *Annales de Paléontologie*, t. VI, 1911, p. 86.

3. FRAIPONT et LOHEST. *Archives de Biologie*, Bruxelles, 1887, p. 629.

représentent certainement l'insertion d'un muscle génio-glosse notable, et il n'est pas possible de dire qu'il était atrophié.

Il est incontestable que les apophyses géni supérieures chez les Néanderthaliens forment un groupe spécial avec ses variétés, mais leur atténuation au point de vue d'un faible muscle génio-glosse, n'est peut-être qu'apparente.

FOSSES DIGASTRIQUES. — Les empreintes du muscle digastrique sont ici tellement prononcées que j'ai préféré les dénommer *fosses* (fig. 21, D).

Nous avons vu que les apophyses géni inférieures empiétaient sur le bord inférieur de la mandibule et séparaient, sur la ligne médiane, les deux fosses digastriques. La fosse gauche est seule intacte; elle est très accentuée et représente une surface ellipsoïde de 18 millimètres sur 9 millimètres. Le grand axe est disposé suivant la ligne marginale de la branche inférieure. Elle est limitée en avant par un bord saillant à arête vive, à concavité regardant en arrière; ce bord prend naissance sur le tubercule latéral géni inférieur; il limite la partie inférieure et latérale du menton. Son extrémité externe traverse obliquement le bord inférieur de la branche horizontale et vient, en s'atténuant, se perdre sur la région interne de ce bord. En arrière la fosse est limitée par un plan légèrement convexe qui se profile avec la face mentonnière postérieure. En dedans la limite est fortement accentuée par la saillie du tubercule géni latéral inférieur. Cette vaste surface d'insertion n'est pas plane, sa concavité est même très marquée, l'extrémité qui touche la symphyse est accentuée par une fosse secondaire oblongue qui coïncide avec le maximum de profondeur.

Dans la fosse on peut distinguer quelques petites crêtes.

La portion externe de la fosse digastrique se relève insensiblement pour se confondre avec la partie interne du bord inférieur de la mandibule.

On peut ici comparer l'impression du digastrique à un *coup de gouge* donné de chaque côté de la ligne médiane sur le bord inférieur du maxillaire.

Je pense que ces insertions digastriques peuvent compter parmi les plus profondes observées sur des mâchoires néanderthaliennes et à plus forte raison sur celles des races actuelles.

Nous verrons plus loin le rôle que pouvait jouer le muscle qui s'y insérait.

BORD INFÉRIEUR. — Nous avons vu que les fosses digastriques interrompaient le bord inférieur de la mandibule dans sa partie symphysienne et que ce bord était limité en avant par un renflement prégénien et plus en dehors par une crête presque tranchante. Cet état change à 16 millimètres de la ligne médiane, car la crête signalée traverse le bord inférieur et se perd sur la face interne. Là, sur un trajet de 35 millimètres un épaissement notable qu'on peut estimer à 12 millimètres, renforce le bord inférieur. Au delà, il se rétrécit en fuseau dans la direction de l'angle de la mâchoire, où il s'amincit et se recourbe en dedans.

Au point maximum de son épaisseur, vers son milieu, le bord dépasse un peu le plan horizontal, comme M. BOULE l'a observé sur la mâchoire de La Chapelle.

La position du bord inférieur par rapport à celle du bord supérieur est intéressante à constater sur notre mâchoire. Chez l'homme actuel le bord alvéolaire forme

une courbe inscrite dans la courbe du bord inférieur car son rayon est plus petit. A La Quina les deux courbes sont presque superposables.

Cette disposition tient à l'orientation du corps mandibulaire qui est dans un plan presque vertical, et non oblique de haut en bas et de dedans en dehors comme on le voit sur l'*Homo sapiens*. La robustesse uniforme de la mâchoire contribue aussi à accentuer ce caractère.

BRANCHES MONTANTES. — A droite la branche montante est intacte ; la gauche est un peu fracturée au niveau de

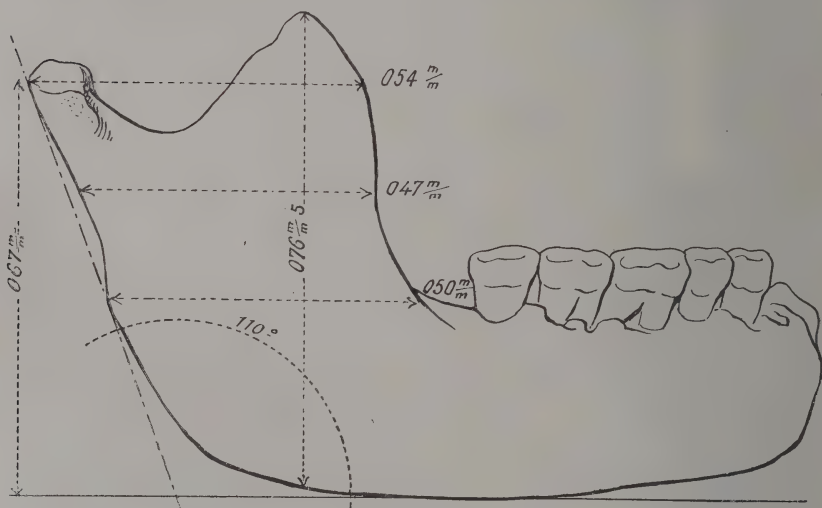


Fig. 22. — Maxillaire inférieur.
Branche droite. — Face externe. — Mensurations.

l'échancrure sigmoïde et la région postérieure du condyle manqué.

Ces branches sont larges et hautes ; il est indispensable de projeter leurs contours sur un plan pour prendre des mensurations.

Le dessin ci-joint (fig. 22) nous fait voir que la hauteur

prise du sommet de l'apophyse coronoïde à la ligne qui prolonge le bord inférieur de la mâchoire est de 76 millimètres.

La hauteur prise dans les mêmes conditions au sommet du condyle donne 67 millimètres. La différence des deux mesures fait apprécier l'émergence de l'apophyse coronoïde qui correspond à 9 millimètres. La largeur maximum de la branche au niveau du condyle atteint 54 millimètres, au-dessous elle descend à 47 millimètres, et à la hauteur du bord alvéolaire elle est de 50 millimètres. Ces chiffres sont supérieurs à ceux qu'on observe sur l'homme actuel.

La face externe est sensiblement plane, y compris l'apophyse coronoïde, elle n'est pas accidentée par le relief de la région angulaire ; de plus, elle est inclinée légèrement de haut en bas et de dehors en dedans. Sur cette face on distingue des crêtes longues mousses assez saillantes au nombre de quatre, dont deux supérieures orientées presque verticalement sont plus fortes. La crête postérieure est la plus importante. La région sur laquelle on constate ces crêtes est un peu concave surtout en haut. Le masséter trouvait là une surface appropriée à une vaste et solide insertion.

La face interne est traversée en diagonale par une crête saillante depuis le condyle jusqu'au bord alvéolaire où elle semble se prolonger avec la ligne mylo-hyoïdienne (fig. 23, Cr). Cette crête divise la face interne en deux régions ; l'une supérieure, limitée en arrière par le condyle, comprend l'apophyse coronoïde ; l'autre inférieure qu'on pourrait désigner sous le nom de ptérygoïdienne. Vers sa région moyenne, cette crête se divise et fournit une branche assez saillante sur la face interne de l'apophyse coronoïde et la renforce jusqu'à son extrémité.

Sur les mâchoires de gorille cette crête est très visible, mais très atténuée chez l'*Homo sapiens*.

Les limites d'insertions du muscle temporal devaient s'étendre sur ces élévations osseuses, car l'aponévrose de ce muscle coiffe les bords de l'apophyse et descend sur la

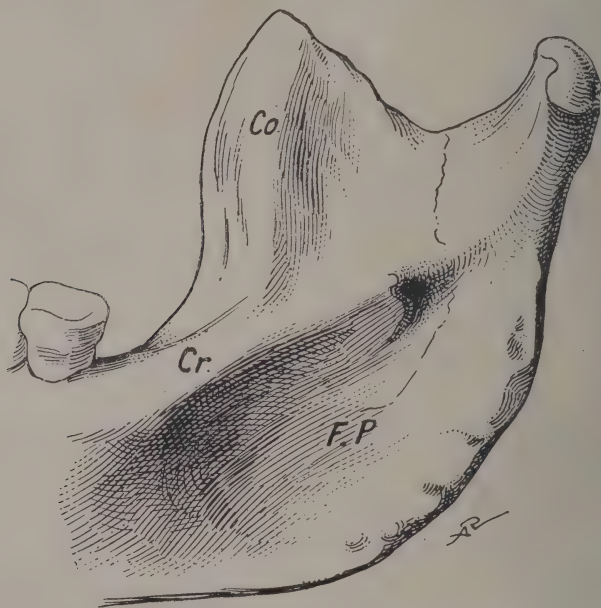


Fig. 23. — *Maxillaire inférieur.*

Branche droite. — Face interne. — *Cr.*, Crête mylohyoïdienne. — *Co.*, Crête coronoïdienne.

face interne jusqu'à la crête que je signalé. Le renforcement de l'apophyse coronoïde semble bien coïncider avec les fortes proportions néanderthaliennes du muscle crotaphite.

La région inférieure de la face interne est ovale, inclinée d'avant en arrière, elle est très nettement creuse et forme une vaste fosse. Cette disposition n'existe pas chez l'homme actuel, où la même surface est plane ou légèrement concave; elle est aussi plus réduite, et souvent

rugueuse. Ici, cette fosse est rendue plus sensible par la crête transversale d'une part et de l'autre par l'incurvation interne du bord postérieur de la branche montante. Ce bord offre en dedans des tubérosités dont la supérieure est volumineuse. C'est là que s'insérerait un muscle ptérygoïdien interne de taille considérable (fig. 23, F. P.).

Sur cette face interne, vers son centre, et immédiatement sous la crête transversale, s'ouvre le large orifice supérieur du canal dentaire. Il est ovale, à grand axe vertical et précédé d'une gouttière. L'épine de Spyx est brisée des deux côtés.

La gouttière mylo-hyoïdienne se détache obliquement au-dessous et en avant de cet orifice, elle n'est pas proportionnellement très creusée.

BORD POSTÉRIEUR DE LA BRANCHE MONTANTE. — La ligne qui limite en arrière la mâchoire inférieure, celle qui part du condyle pour aboutir au bord inférieur prolongé de la mandibule, n'est pas aussi excavée que chez l'*Homo sapiens* ; elle tombe plus droit, comme chez le gorille. Chez l'enfant jusqu'à six ans, elle est rectiligne, mais très oblique en avant. Ce bord postérieur naît au-dessous et en arrière du condyle par une racine épaisse qui s'amincit progressivement jusque dans la région correspondant à l'angle ; là il mesure seulement 1^{mm},5, après avoir marqué 8 millimètres à sa naissance. Au lieu d'être situé dans le même plan que celui de la branche montante, ou même rejeté en dehors comme dans les races actuelles, il est incurvé en dedans. C'est un caractère beaucoup plus pithécoïde que l'humain. En outre, ce bord tronqué est plus mince, la courbure plus adoucie et le profil plus régulier.

L'angle de la mâchoire, c'est-à-dire la rencontre du pro-

longement du bord inférieur de la branche horizontale et du bord postérieur de la branche montante laisse un grand vide. En avant ce vide est limité par une courbe à rayon beaucoup plus grand que chez l'homme actuel, et en arrière l'*angle mandibulaire* apparaît largement ouvert (fig. 22).

La mesure de cet angle, ou *gonion*, est assez délicate à prendre, à cause de l'instabilité du bord inférieur des mâchoires néanderthaliennes qui n'est pas plan, et j'ai demandé à L. MANOUVRIER de contrôler ma mensuration, nous sommes tombés à peu près d'accord sur un angle de 110° , assez voisin des angles mandibulaires relevés sur les mâchoires de la même époque. Il est moins ouvert que celui des races actuelles qui peut atteindre 132° .

CONDYLES. — Le condyle droit est intact, le gauche est fracturé en arrière. La forme de ce condyle est moins globuleuse que chez l'homme actuel, sa surface répond à une ellipse irrégulière dont le grand axe transversal mesure 25 millimètres, et le petit, antéro-postérieur, 9 millimètres.

Ces chiffres donnent un indice de 36 suivant la formule $\frac{9 \times 100}{25}$.

L'indice est faible, car il est influencé par le grand développement de l'axe transversal.

Si on prolonge dans le vide mandibulaire les grands axes condyliens, les deux lignes se rencontrent en formant un angle de 158° ouvert en avant, c'est-à-dire un angle plus ouvert que sur la majorité des types actuels. L'orientation des condyles est donc relativement transversale, comme cela existe chez les Anthropoïdes.

Le grand axe du condyle est légèrement incliné en bas et en dehors.

Comme le fait remarquer POIRIER : « le condyle (actuel) est situé *tout entier* en dedans du plan passant par la branche montante du maxillaire inférieur ». Ici, comme à La Chapelle et à La Ferrassie, le condyle déborde en dehors, ou plus exactement, il est à cheval sur la face externe et sur la face interne.

La base du condyle forme une pyramide aplatie d'avant en arrière, et plus large en arrière. En avant et en dedans le condyle porte une excavation au-dessous du rebord articulaire qu'elle échancre légèrement. Le muscle ptérygoïdien externe trouvait dans cette cuvette profonde et accidentée une forte insertion.

La surface articulaire du condyle est sensiblement plane en dehors et un peu arrondie dans son tiers interne, il n'y a pas de crête antéro-postérieure séparant les deux segments. En arrière la surface articulaire est réduite et ne mesure que 4 millimètres de hauteur dans sa région moyenne.

Le tubercule du ligament latéral externe situé en dehors et contre le condyle est saillant, régulier et ovalaire.

La surface libre du tubercule mesure 9 millimètres de hauteur, elle est chagrinée, ce qui dénote pour l'articulation temporo-maxillaire un solide moyen d'union.

L'extrémité interne du condyle est horizontale et non abaissée comme chez l'homme actuel et le grand axe tend à s'incliner en dehors et en bas.

APOPHYSES CORONOÏDES. — De la face antérieure du condyle vers le tiers externe se détache une lame verticale, tranchante, mince, bien échancrée.

Cette lame se continue sans ligne de démarcation avec la partie supérieure de la branche montante à laquelle elle

fait suite. Elle est également aplatie de dehors en dedans et se redresse en avant pour former l'apophyse coronoïde.

L'échancrure sigmoïde est bien accusée.

L'apophyse coronoïde est très grande, elle dépasse de 11 millimètres le niveau du condyle ; ce développement n'est pas habituel dans les races actuelles et il ne rapproche pas non plus cet homme du gorille ou du chimpanzé chez lesquels elle est basse.

Sa forme est triangulaire presque équilatérale, en prenant pour base du triangle la ligne qui prolongerait l'échancrure sigmoïde. La face externe est lisse. La face interne est renforcée par un bourrelet assez saillant qui monte verticalement suivant la hauteur du triangle. Cette bande, comme je l'ai déjà indiqué, se détache de la crête diagonale située sur la face interne de la branche montante.

Le bord postérieur de l'apophyse est mince, un peu moins cependant que celui de l'échancrure qui est tranchant ; vers la pointe il est flexueux. L'extrémité libre de l'apophyse est nettement verticale et non rejetée en arrière ; son bord antérieur après un trajet de 20 millimètres au-dessous de la pointe, s'épaissit en descendant jusqu'à mesurer 3^{mm},5 et se confond avec la face externe de la branche horizontale.

Au lieu d'être rejetée en dehors, comme on l'observe actuellement, l'apophyse coronoïde, par sa surface externe, est dans le même plan que celui de la branche montante.

Les fortes proportions de cette apophyse avec son renforcement interne permettent d'affirmer l'existence d'un fort muscle temporal.

A propos de la robusticité du maxillaire inférieur¹. — Nous avons vu précédemment le procédé employé par les anthropologistes pour évaluer la force du maxillaire inférieur et déterminer l'indice de robusticité :

$$\frac{\text{Épaisseur du maxillaire au niveau du trou mentonnier} \times 100}{\text{Hauteur de la branche au niveau du trou mentonnier}}.$$

Ces indices donnent au point de vue de la force mandibulaire un résultat inattendu :

Moyenne de dix Parisiens	40,8
La Quina	44,15
Gorille	50,3
La Chapelle	51,6
Malarnaud	60,4

D'après ce mode d'évaluation les chiffres correspondant à la robusticité de la mâchoire du gorille s'intercaleraient dans la série avec ceux des hommes quaternaires connus.

L'application de cette méthode ordinairement intéressante me paraît ici défectueuse.

D'abord la mensuration prise au niveau du trou mentonnier n'est pas toujours précise ; la position de ce trou est variable.

D'autre part, au lieu d'un trou unique on en trouve parfois deux, trois et même davantage (La Quina n° 9). Quel orifice doit-on prendre dans ce cas ?

Enfin la robusticité de la mâchoire, évaluée d'après une seule mesure, n'est pas suffisamment exprimée.

Il me semble plus rationnel d'apprécier cette robusticité en tenant compte des différentes régions de la mâchoire, au moyen de plusieurs mensurations, prises à différents niveaux de la denture.

1. Dr Henri MARTIN. Communication faite à la Société préhistorique française le 24 avril 1913.

A propos de la robusticité du maxillaire inférieur de l'homme.

Toutefois les fortes proportions d'une mandibule n'entraînent pas forcément une puissante dentition, car nous avons l'exemple, quelque peu déconcertant, de la mâchoire d'Heidelberg, qui nous offre des dents relativement petites, implantées dans une mâchoire volumineuse. En dehors de cette pièce, jusqu'à présent exceptionnelle, nous avons d'autres types qui ont conservé le rebord alvéolaire et de nombreuses dents, comme les pièces de Spy et de La Quina.

Les mâchoires moustériennes de la Charente (H^5 et H^6), peuvent servir de type aux mensurations que j'expose ici, car leur étude m'a conduit à me servir d'un autre mode d'évaluation, en utilisant plusieurs régions de la mâchoire.

Pour prendre ces mensurations je me suis servi d'un fil en plomb ayant un demi-millimètre de diamètre; la finesse et la souplesse de ce fil m'ont permis de passer dans les intervalles dentaires des pièces les plus précieuses sans les endommager. Le fil très malléable s'est adapté sur toutes les sinuosités de l'os, a franchi l'arcade dentaire et s'y est moulé ne laissant qu'un minimum d'erreurs.

Chaque fois que la branche était ceinturée, j'ai sectionné transversalement, du même coup, les deux extrémités divergentes du fil réunies dans une position parallèle; la mensuration s'obtenait ensuite rigoureusement en reportant le fil déployé sur une échelle en millimètres.

Trois mesures circulaires ont été prises sur la branche horizontale du maxillaire gauche :

- 1° *Circulaire symphysienne* ;
- 2° *Circulaire entre PM^2 et M^1* ;
- 3° *Circulaire post M^3* .

Ces mensurations ont été placées en *ordonnées* sur une ligne d'abscisse répondant au bord inférieur de la mandibule.

Chaque mensuration a été exactement repérée sur cette ligne et les points déterminés répondent à la symphyse, à l'espace inter **PM**² et **M**¹, puis à la région post **M**³.

Sur la ligne horizontale d'abscisse, j'ai élevé aux points notés les trois perpendiculaires qui répondent aux principales circulaires, c'est-à-dire celles des plus grandes variations mandibulaires.

En somme, la longueur de l'arcade dentaire est inscrite, l'importance du menton n'est pas négligée, et deux régions molaires apportent ainsi les éléments d'évaluation.

En réunissant les extrémités supérieures des trois ordonnées on obtient une figure polygonale, dont la surface répond sensiblement à celle de la mandibule dans sa portion dentaire. Les constructions ainsi établies pour les types de La Quina (**H**^s et **H**ⁿ) donnent deux rectangles à peu près semblables, avec tendance à la forme carrée.

Poursuivant ce mode de mensuration sur les moulages de Spy, de la Naulette et de Mauer, qui s'y prêtent très bien à cause de leur intégrité, j'ai été frappé de l'uniformité des figures obtenues : les ordonnées arrivent à peu près au même niveau pour chacun de ces types. En d'autres termes, la puissance de la mâchoire inférieure semble uniforme dans sa portion dentaire, depuis la symphyse jusqu'au plan vertical qui limite en arrière les grosses molaires (fig. 24).

Il n'en est plus de même chez les Anthropoïdes ; la circulaire mentonnière ou ordonnée symphysienne dépasse de beaucoup le niveau des deux autres verticales et l'accentuation de cette ligne est surtout manifeste chez les gorilles si on tient compte des apophyses geni, c'est pour cela que j'ai figuré pour cet animal deux lignes : l'une prise sur les apophyses, l'autre en dehors. Ici les ordonnées **PM**²-**M**¹ et post **M**³ sont au même niveau ; elles sont très nettement

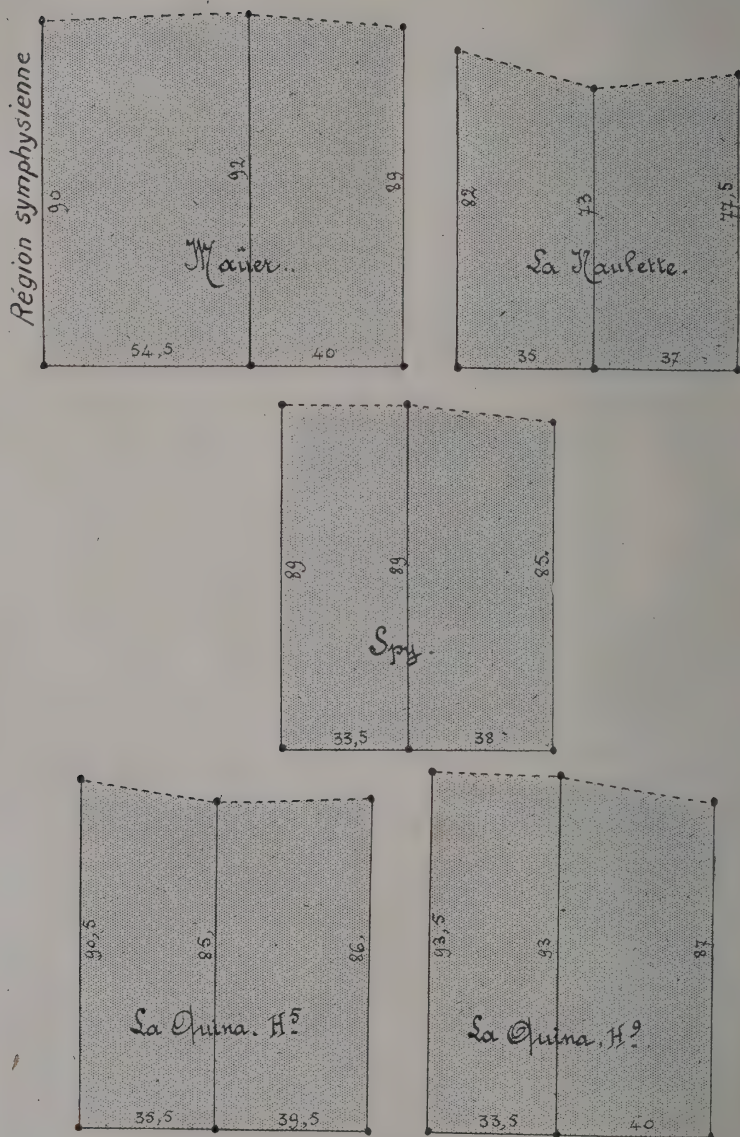


Fig. 24. — Diagrammes.

Développement des surfaces de la branche horizontale du maxillaire inférieur. Mâchoire de Maurer et mâchoires néanderthaliennes. Les mesures circulaires du maxillaire inférieur prises en trois régions forment des ordonnées sur la ligne d'abscisse répondant au bord inférieur de la mandibule. Dans ces cinq types la figure est sensiblement rectangulaire.

dominées par celle de la symphyse ; et la puissance osseuse

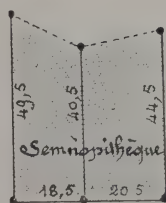
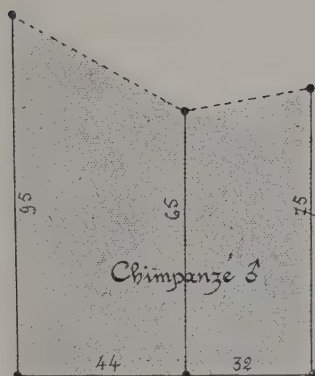
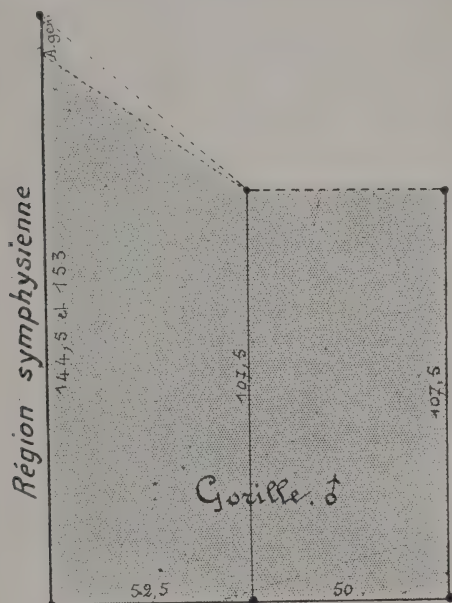


Fig. 25. — Diagrammes (même méthode).

Mandibules de singes. La région symphysienne accuse sa puissance.

de la région antérieure mandibulaire se révèle avec toute la clarté désirable (fig. 25)

Le graphique du chimpanzé adulte (pièce de l'École d'Anthropologie) ressemble à celui du gorille ; la symphyse est cependant moins accusée, et le renforcement de l'ordonnée post M^3 plus marqué. Ce dernier caractère pourrait résulter d'un affaiblissement de la région moyenne.

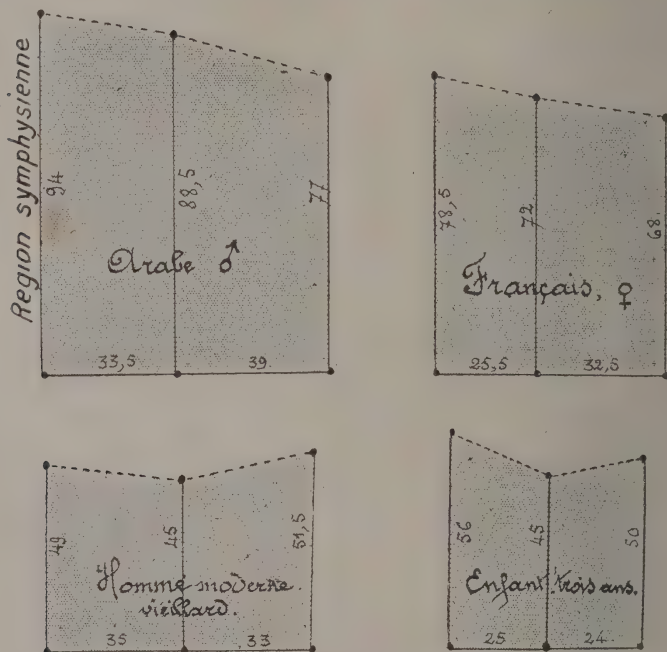


Fig. 26. — Diagrammes (même méthode).

Mandibules d'hommes modernes. Chez les adultes la ligne qui réunit les ordonnées s'abaisse dans la direction de la troisième molaire. Chez le vieillard la résorption alvéolaire est indiquée par les faibles mesures des deux premières ordonnées. Chez l'enfant le diagramme se rapproche de celui du semnopithèque mesuré sur la figure précédente.

Si nous examinons la figure donnée par le semnopithèque, singe déjà éloigné des Anthropoïdes, nous trouvons, comme chez le chimpanzé, une accentuation sensible au niveau de la dernière molaire ; et dans leur ensemble les lignes donnent des figures semblables.

Il n'en est pas de même pour l'homme actuel, et la tra-

duction de ces mêmes mesures conduit à des figures très différentes (fig. 26)

Ainsi les graphiques qui s'appliquent à un Arabe et à une femme française moderne frappent tout d'abord par la faiblesse de l'ordonnée post M^3 , mais nous constatons aussi une décroissance régulière qui s'étend de la symphyse à la dent de sagesse.

Considérons maintenant la figure donnée par une mandibule de vieillard, dont les dents sont tombées et les alvéoles résorbés; nous y trouvons une curieuse *inversion*, car l'ordonnée symphysienne est très faible, celle intra PM^2-M^1 , assez réduite, tandis que, dans la région post M^3 la ligne conserve une partie de sa longueur primitive et dépasse sensiblement les deux autres verticales. Cette disposition tient évidemment à un effondrement moins considérable de l'alvéole au niveau des dernières molaires.

Une autre comparaison, celle de la mandibule d'un enfant de trois ans, vient s'intercaler dans les figures précédentes. Bien que les circulaires PM^2-M^2 et post M^3 , prises dans les autres cas sur des dentitions définitives, ne coïncident pas ici avec les mêmes éléments d'une dentition temporaire, il y a lieu cependant de tenir compte de la forme générale de cette jeune mâchoire; la circulaire post M^3 de l'adulte y est représentée par la ceinture qui passe sur la branche horizontale contre la branche montante, à ce niveau l'alvéole contient le germe de M^1 . Quant à la circulaire PM^2-M^1 , on peut bien lui homologuer la circulaire minimum qui passe en arrière de PM^1 .

Le graphique, établi dans ces conditions, donne le calque exact de la figure construite précédemment à propos des singes, c'est-à-dire : développement accentué des ordonnées antérieures et postérieures.

Ces figures donnent une impression plus exacte et plus complète qu'un indice unique et l'idée que nous devons nous faire de la robusticité est exprimée ici par la *méthode des surfaces développées*.

En résumé, on constate que :

1° Les mâchoires inférieures néanderthaliennes offrent une uniformité constante et spéciale ; la projection des mesures circulaires donne une construction rectangulaire assez voisine du carré.

2° Le type humain actuel dénote une robusticité graduellement décroissante dans la direction de la M^3 .

3° Chez le chimpanzé et le semnopithèque, le graphique se présente avec une masse symphysienne bien développée et une décroissance vers les prémolaires.

Le gorille, au contraire, montre un menton très renforcé et une grande uniformité dans la puissance de sa mâchoire.

4° Le graphique, donné par la mâchoire d'un enfant de trois ans (dentition temporaire), est superposable à celui de certains types simiesques.

Action des muscles de la mâchoire inférieure. — Par sa puissance et ses vastes insertions musculaires, cette mâchoire était appropriée à une mastication énergique.

En décrivant la fosse temporale du crâne nous avons pu juger de son ampleur et on peut dire que si le muscle qu'elle logeait n'était pas très haut, il était certainement large et épais. Sur cette mandibule nous pouvons faire une constatation complémentaire : c'est le développement considérable de l'apophyse coronoïde. Le muscle temporal trouve sur elle une très large surface osseuse pour s'attacher. L'insertion du tendon, indépendamment des bords et de la pointe, était plus solide, plus développée et plus compliquée

à cause de cette crête particulière que j'ai décrite sur la face interne de l'apophyse.

Il est certain, comme le démontre A.-F. LE DOUBLE¹ avec tant de clarté pour les modernes, que le muscle crotaphite a fait subir ici son influence sur l'apophyse coronoïde ; la puissance de l'un a entraîné le développement de l'autre. De plus l'apophyse non recourbée en arrière s'accorde mieux avec un faisceau médian très puissant.

L'élévation de la mandibule contre l'arcade supérieure était donc énergique. Par son faisceau postérieur, qui n'est pas négligeable, le même muscle assurait aussi le retour en arrière du condyle, quand les muscles ptérygoïdiens externes avaient porté la mâchoire en avant. Ce dernier muscle était assez fort car, sur la face antéro-interne du condyle, nous avons vu la configuration significative de la fosse où il s'insérait. La projection en avant de la mâchoire, ainsi que les mouvements de diduction ou latéraux, étaient vigoureux.

Le ptérygoïdien interne est surtout un muscle élévateur de la mâchoire ; il s'insérait sur la partie interne du bord postérieur de la branche montante où des tubercules et des crêtes saillantes s'offraient à lui, il occupait aussi une fosse attenante assez profonde avec des aspérités.

Tout cela dénote une grande ampleur musculaire. Le troisième muscle élévateur, le masseter, trouvait sur la face externe de la branche montante et dans la région angulaire des moyens d'adhésion très étendus sur les crêtes saillantes que j'ai signalées.

Ce système élévateur triple, dont l'énergie est de beaucoup supérieure à celle des muscles diducteurs, me fait

1. LE DOUBLE. Variations des os de la face. Paris, 1906, page 351.

dire que la mastication verticale l'emportait sur l'horizontale. Et c'est d'autant plus vraisemblable que le groupe élévateur possède un groupe antagoniste important où le génio-hyoïdien et surtout le digastrique sont bien représentés.

Le muscle génio-hyoïdien élevait l'os hyoïde mais aussi abaissait la mâchoire, il était d'un volume moyen à en juger par la crête et les saillies correspondant à ses insertions.

Mais le muscle digastrique accuse sa puissance par des fossettes exceptionnelles, profondes et rugueuses ; si la contraction de son ventre postérieur, dont nous ignorons l'importance, élevait le larynx, il est certain que son ventre antérieur, dont nous pouvons apprécier la force, contribuait à assurer largement l'abaissement de la mandibule ; car la mâchoire inférieure, quoique lourde, ne retombait pas toujours par son propre poids.

La ligne mylo-hyoïdienne de cette mandibule fait supposer que le muscle correspondant était normal.

Le muscle génio-glosse n'avait pas, d'après ses insertions, un volume excessif. Ce muscle qui participe aux mouvements multiples et compliqués de la langue n'est nullement approprié exclusivement au langage. Si on pouvait démontrer qu'il était réduit, nous n'aurions pas encore la preuve que le langage de l'homme moustérien était une fiction.

Peut-être du côté des empreintes cérébrales précisera-t-on un jour la solution du problème ?

DENTS

Les dents de cet homme fossile sont un sujet d'étude des plus intéressants. Leur état de conservation est très bon et

leur nombre suffisant pour rétablir exactement l'ensemble de la denture.

A l'exception de six incisives et une canine, elles sont au complet.

Le tableau ci-joint indiquera clairement le vide produit dans la région antérieure du maxillaire, lors de l'écrasement très ancien de la tête.

SUPÉRIEURES DROITES								SUPÉRIEURES GAUCHES							
M ³	M ²	M ¹	PM ²	PM ¹	C	O	I ¹	O	I ²	C	PM ¹	PM ²	M ¹	M ²	M ³
M ³	M ²	M ¹	PM ²	PM ¹	O	O	O	O	O	C	PM ¹	PM ²	M ¹	M ²	M ³
INFÉRIEURES DROITES								INFÉRIEURES GAUCHES							

Les dents sont d'un type humain caractéristique, mais très fortes. Leur usure est très importante car toutes ont perdu environ le tiers supérieur de leur couronne.

Une autre perte de substance intéresse la face mésiale et la face distale par une *usure de contact* ; sur les molaires l'usure peut atteindre de ce fait plusieurs millimètres. Le diamètre mésio-distal de ces dents ainsi réduit a produit un véritable tassement des arcades dentaires vers la région antérieure des maxillaires.

Toutes les particularités de ces dents seront étudiées dans ce chapitre ainsi que leur pathologie et certains traumatismes.

Leur description ne peut supporter de groupements, leur individualité est trop grande, c'est pourquoi j'ai préféré entreprendre la description de chacune d'elles.

Pour la plupart, j'ai pu les examiner sorties de leur alvéole et leurs mensurations sont complètes, mais plu-

sieurs dents solidement maintenues dans le maxillaire supérieur gauche, n'ont pas été extraites et si quelques mesures font défaut pour plusieurs racines, elles sont compensées par celles prises sur les dents homologues du côté opposé qui étaient mobiles ou même libres.

I¹ SUPÉRIEURE DROITE (fig. 27-1).

Cette dent a été retrouvée dans les criblages du sable argileux qui avoisinait la tête.

Longueur totale 23,5 ¹ .	{ Pour la couronne.	6
	{ Pour la racine	17,5
Couronne diamètre . . .	{ Mésio-distale	9
	{ Labio-buccale	8,5
Collet (diamètre)	{ Mésio distal	7
	{ Labio-buccal	7,5
Racine (région moyenne).	{ Mésio-distal	6,5
	{ Labio-buccal	7,5

La couronne a perdu par usure un peu plus du tiers de sa hauteur ce qui diminue la longueur réelle de la dent.

En établissant la rectification, nous aurions au moins 26 millimètres, et d'après J. CHOQUET² la longueur maxima de l'incisive médiane supérieure est de 27 millimètres.

La face antérieure est bombée, le bord distal est un peu plus long que le médian.

Cette face porte de nombreuses rayures qui entament l'émail. Je reviendrai en détails sur ces marques en décrivant les traumatismes.

La face buccale est renflée, sa crête cervico-palatine est saillante et de chaque côté on voit les vestiges de deux petits tubercules qui participaient à la formation de la *fleur de lys*.

La face mésiale et la face distale portent une échancrure où l'émail est en retrait au niveau du collet. Sur chacune

1. Toutes les mensurations sont indiquées en millimètres.

2. J. CHOQUET. Anatomie dentaire.

de ces faces on voit une facette d'*usure de contact*, plus profonde du côté mésial, ce qui fait dire que les deux incisives médianes se touchaient.

La face mésiale est presque verticale, la distale est plus inclinée de haut en bas et de dedans en arrière.

La disparition de la cuspide, par l'abrasion, transforme la couronne en une large face triturante bordée d'émail à la périphérie. Au niveau des faces latérales l'usure du contact a presque fait disparaître l'émail.

Sur le bord antérieur l'émail mesure un peu moins d'un millimètre d'épaisseur, mais en arrière il est plus épais et renforcé au niveau de la crête cervico-palatine.

L'ivoire est découvert sur toute la surface horizontale de la couronne, mais il persiste une bordure d'émail. L'usure est telle qu'il s'est produit une concavité superficielle. L'ivoire apparaît jaunâtre avec des îlots bruns.

Le collet est bien marqué et empiète sur la couronne au niveau des faces latérales.

La racine est légèrement rétrécie au-dessous du collet, puis dans sa région médiane elle se renfle pour se terminer en pivot presque arrondi.

La surface cémentaire est rugueuse et porte même plusieurs petits tubercules notamment vers l'apex.

Cette dent a perdu son caractère d'incisive, sa couronne était tranchante, elle est devenue une *véritable meule*.

C SUPÉRIEURE DROITE (fig. 27-2 et 6).

Longueur totale 31 . . .	{ Pour la couronne	10,5
	{ Pour la racine	20,5
Couronne (diamètre) . . .	{ Mésio-distal	9
	{ Labio-buccal	10
Collet (diamètre)	{ Mésio-distal	6
	{ Labio-buccal	9,5
Racine (région moyenne)	{ Mésio-distal	6
(diamètre)	{ Labio-buccal	10

Cette dent est très puissante, sa longueur primitive devait atteindre 36 millimètres. Mon ami, le Dr SIFFRE, est d'avis qu'on peut ajouter au moins 5 millimètres à la couronne abrasée, car sa largeur fait supposer une cuspide très développée. D'après J. CHOQUET la longueur maxima de cette dent est actuellement de 32 millimètres.

L'axe longitudinal de la dent et le plan d'usure de la couronne forment un angle de 53° ; cet angle d'usure est peu fréquent dans nos races, il répond à un genre particulier de mastication.

L'axe vertical de la dent suit une notable courbure qui s'accroît sur la racine et l'apex est reporté en arrière.

La couronne est large, épanouie, elle bombe fortement en avant, son angle distal est très marqué et un peu rejeté en arrière. La face labiale est presque divisée en deux faces secondaires longitudinales. La face buccale porte encore les traces d'une cuspide, mais très effacée par l'usure. Sur la face mésiale on trouve l'échancrure normale privée d'émail, et près du bord libre il existe une petite facette de frottement avec I² supérieure droite. D'ailleurs la face distale possède aussi une facette d'usure moins accentuée.

La face triturante laisse voir, sur le bord antérieur, un émail exceptionnellement épais 1^{mm},5, il est régulier et en très bon état. Au milieu de cette face, l'ivoire apparaît comme un flot triangulaire, son niveau est un peu en retrait sur celui de l'émail. En arrière, vers la région palatine, la face triturante usée peut se diviser en trois facettes juxtaposées; l'usure ne les atteint pas sur le même plan. Il y a donc eu là un frottement correspondant à plusieurs dents inférieures.

L'angle postérieur ou palatin est saillant et toutes les arêtes y sont adoucies.

Le collet est très marqué en avant, fortement cintré, à concavité regardant en bas ; sur les faces latérales il est échancré et descend sur l'émail en formant un angle de 58° ouvert en haut.

La racine n'est pas conique comme on l'observe sur les dents actuelles, sa dépression mésio-distale est très grande. La face mésiale de la racine est marquée en son milieu d'un sillon longitudinal très imprimé qui s'arrête à la hauteur du cercle adamantin.

Un peu au-dessous du collet, la racine se renfle et offre là son maximum de diamètre labio-buccal.

La surface est rugueuse, les lignes transversales d'insertions ligamenteuses sont très développées et dans la moitié apicale, il existe même de véritables tubercules d'insertion.

Au point de vue de la mastication la déclivité de la face triturante est importante, elle est caractérisée par une usure inégale des faces labiales et palatines de la couronne, à un point tel qu'en avant l'épaisseur de l'émail est de $1^{\text{mm}},5$ et en arrière il atteint $4^{\text{mm}},5$. Ce caractère est l'indice d'une mastication antérieure prononcée ; la dent a perdu ses propriétés dilacérantes, elle a transformé sa couronne en un organe triturant.

Toutefois le bord antérieur ou labial pouvait encore ronger au niveau d'un émail un peu émoussé.

Sur la face antérieure de la couronne, on observe des stries identiques à celles que nous avons vues sur I¹, mais moins nombreuses et moins profondes, leur direction est la même ; elles n'existent pas en arrière.

PM¹ SUPÉRIEURE DROITE

Longueur totale 25,5 . . .	{ Pour la couronne. {	maximum. . .	8,5
		minimum. . .	5,5
Couronne (diamètre) . . .	{	Pour la racine (moyenne) . . .	18
		Mésio-distal	8,3
Collet (diamètre)	{	Jugo-buccal	11,2
		Mésio-distal	5,5
Racine (diamètre)	{	Jugo-buccal	9,5
		Mésio-distal (région moyenne) . . .	5,4
		Jugo-buccal	10

Les mensurations de cette dent comparées à celles des Européens actuels sont plus élevées. La longueur dépasse de 3 millimètres le maximum moderne.

En avant la couronne est fortement bombée et la face jugale forme avec le plan horizontal triturant un angle de 55°. La face triturante est modifiée par l'usure, comme sur toutes les autres dents. Dans la région de la cuspide jugale, l'ivoire apparaît comme un croissant et l'épaisseur de l'émail dépasse 1 millimètre. La cuspide buccale est moins usée. Sur la couronne on voit encore deux groupes de plissement adamantin, et l'ivoire est moins dénudé que sur les deux dents précédentes. Cette dent présente également le caractère normal de la dépression longitudinale qui intéresse la couronne, le collet et la racine de la face mésiale.

Le collet n'est pas situé dans un plan horizontal, il s'incurve sur les faces latérales.

La racine est nettement dédoublée, elle peut s'inscrire dans un parallépipède rectangle, elle se subdivise en deux colonnes de mêmes proportions, soudées par un pont de ciment qui occupe les 4/5 de la longueur. L'une de ces colonnes est jugale, l'autre est buccale ou palatine. La portion terminale de la racine est occupée par deux pointes isolées, non effilées, mais tronquées.

PM² SUPÉRIEURE DROITE (fig. 27-3).

Longueur totale 23,3 . . .	{ Pour la couronne. }	en avant . . .	8
		en arrière. . .	5
	{ Pour la racine		17
Couronne (diamètre) . . .	{ Mésio-distal		8
		Jugo-buccal	10,6
Collet (diamètre)	{ Mésio-distal		6
		Jugo-buccal	10
Racine (diamètre).	{ Mésio-distal		5
		Jugo-buccal	10

Les cuspides sont abrasées, mais l'émail recouvre encore presque toute la surface triturante. Cette usure n'a pas atteint le centre de la couronne, car on retrouve au centre un fort plissement mésio-distal avec tout son émail.

La face jugale est très bombée, l'émail remonte au-dessus du plan horizontal passant par le collet.

La face mésiale et la face distale sont un peu usées et les facettes d'usure de contact portent des sillons très fins et verticaux. Ils sont au nombre de cinq, bien marqués sur la facette distale, un peu moins intenses sur la facette mésiale.

La racine, au lieu d'être conique, *unique* et sensiblement droite est ici aplatie dans le sens mésio-distal, *bifide*, et recourbée.

Les deux colonnes qui la constituent sont reliées, sauf vers la pointe, par un pont de substance cémentaire.

La racine jugale est un peu plus grêle, elle est même sillonnée en avant longitudinalement. L'isolement de chacune de ces racines s'accroît graduellement depuis la région moyenne jusqu'à la région apicale, où les deux pointes deviennent libres et se recourbent vers le palais.

Les tubercules et les sillons d'attaches sont plus puissants et plus nombreux dans la portion terminale des racines.

M¹ SUPÉRIEURE DROITE

Longueur totale 20	{	Pour la couronne.	3 et 5,5
		Pour la racine (moyenne)	15
Couronne (diamètre)	{	Mésio-distal	10,5
		Jugo-buccal	12,5
Collet (diamètre)	{	Mésio-distal	8,5
		Jugo-buccal	12
		Palatine (cylindrique)	4,5
Racines	{	Mésiale {	palato-jugal 7
			mésio-distal 2,5
		Distale {	palato-jugal 5,5
			mésio-distal 3

L'aspect de la couronne est très modifié, deux usures différentes en sont la cause. Cette dent est précédée et suivie par **PM³** et **M³**, le frottement réciproque de ces trois dents a fait subir à la **M¹**, sur la face mésiale et sur la face distale, une notable perte de substance, environ la moitié de l'épaisseur de l'émail.

Des facettes concaves résultent de cette usure, celle du côté mésial est plus marquée. La couronne ainsi entaillée est transformée en une surface hexagonale.

D'autre part la mastication a dénudé fortement la surface triturante et l'usure oblique est plus profonde du côté palatin ; en effet la région externe ou jugale de la couronne est plus haute que la palatine, l'écart dépasse 2 millimètres.

On peut retrouver les traces des quatre cuspides, mais leur usure est profonde. L'ivoire est apparent et très dénudé, car il forme des cuvettes que séparent de petites collines saillantes en émail. Il ne faut pas s'étonner de trouver une abrasion plus profonde sur la face triturante de cette dent car c'est la première qui apparaît dans la deuxième dentition, vers l'âge de six ans. Elle est donc la plus ancienne et naturellement la plus usée. Le collet est bien marqué, régulier, presque horizontal, une petite pointe d'émail l'envahit sur un point de la face distale.

Les racines sont fortes mais normales ; l'une, la palatine, possède quatre faces à la base, elle est plus longue que les autres, arrondie vers la pointe et son extrémité est légèrement incurvée vers le centre de la dent.

Les racines externes sont aplaties dans le sens antéro-postérieur, la mésiale est plus forte que la distale, leur pointe est également incurvée en dedans.

Les trois extrémités radiculaires sont rugueuses.

M² SUPÉRIEURE DROITE (fig. 27-4).

Longueur totale 21	{	Pour la couronne	5
	{	Pour la racine	16
Couronne (diamètre)	{	Mésio-distal	10
	{	Jugo-buccal	14
Collet (diamètre)	{	Mésio-distal	9,5
	{	Jugo-buccal	13,3
		Palatine (moyenne)	5
Racines	{	Mésiale { jugo-palatine	6,5
		{ mésio-distale	3
	{	Distale { jugo-palatine	5
		{ mésio-distale	3

Cette dent offre beaucoup d'analogie avec la M¹ précédente, elle est de proportions un peu plus fortes, ce qui n'est pas la règle aujourd'hui.

La face triturante est régulièrement usée, une couche d'émail assez uniforme recouvre la couronne, on aperçoit seulement quelques petites taches d'un brun pâle, ce sont des îlots d'ivoire vus par transparence.

Il n'y a plus ni cuspides, ni sillons.

L'usure de la couronne forme un plan incliné de dedans en dehors et de haut en bas ; elle est donc moins profonde sur sa région jugale.

Nous verrons que c'est le contraire qui se produit pour la dent correspondante du maxillaire inférieur.

Le contact des dents voisines a produit une perte de

substance manifeste; ainsi la face mésiale est fortement échancrée et l'entaille loge la face distale de la M^1 . C'est un long croissant horizontal qui n'atteint pas le collet. La facette d'usure distale est moins accentuée, elle porte des stries horizontales.

Le collet est bien marqué, plusieurs petites pointes d'émail le dépassent surtout à la face mésiale où elles le franchissent.

La racine palatine est conique, elle s'écarte de l'axe de la dent et se dirige vers le palais. La racine mésiale aplatie est plus large que la distale, elle la déborde en dehors. Ces deux racines externes sont légèrement incurvées vers le centre de la dent.

M^2 SUPÉRIEURE DROITE (fig. 27-5).

Longueur totale 20,3 . . .	{ Pour la couronne	4,3
	{ Pour la racine	16
Couronne (diamètre) . . .	{ Mésio-distal	9,5
	{ Jugo-buccal	14,5
Collet (diamètre)	{ Mésio-distal	8
	{ Jugo-buccal	14
	{ Palatine (région moyenne) . .	5
Racines	{ Mésiale { mésio-distal	8
	{ distale { jugo-buccal	4
	{ (soudées)	

Cette troisième grosse molaire, loin de subir l'atrophie que nous connaissons dans les races européennes, est non seulement l'égale de la M^2 comme chez les races primitives, mais elle dépasse légèrement les mensurations de la dent qui la précède. C'est donc la plus grosse des molaires.

La surface triturante est elliptique avec une forte échancrure sur le bord mésial.

En cette région et sur la face correspondante de la couronne, le contact de la dent précédente a bien marqué son empreinte, car la face distale de M^2 s'emboîte dans la face

mésiale de M^1 . L'usure de la table est moins profonde que celle de la M^2 , toutefois la région palatine est plus atteinte et l'ivoire y est peu apparent.

La distinction des cuspidés n'est pas aisée.

Le pourtour de la couronne, sauf sur le bord mésial, est bombé. Le collet est régulier.

Les racines, à leur naissance, forment un bloc unique, aplati d'avant en arrière ; puis, vers le tiers inférieur, la racine palatine s'isole et prend la forme conique. Sa pointe est légèrement incurvée vers l'axe de la dent. Les deux racines externes sont soudées jusqu'à la pointe. Cependant un sillon longitudinal externe les individualise nettement.

Ces deux racines sont disposées un peu obliquement, la mésiale est plus externe. Sur la face mésiale du bloc supérieur se trouve une colonne de ciment, mais on ne peut l'homologuer à une quatrième racine.

Comme ailleurs, les moyens d'attache sont puissants.

Si les mensurations de cette dent paraissent un peu inférieures à celles de la M^1 dans le sens antéro-postérieur, ce n'est qu'apparent, car il faut tenir compte de l'usure des facettes de contact. Sur la M^2 la face antérieure est considérablement diminuée ; il faudrait ramener la mesure mésio-distale de la couronne à 13 millimètres et on n'atteindrait pas ce chiffre en corrigeant de la même façon la M^1 .

I^2 SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 27-7 et 8).

Longueur totale 24	{ Pour la couronne	en avant	7
		en arrière	5,5
Couronne (diamètre)	{ Pour la racine		17
		Mésio-distal	8,5
Collet (diamètre)	{ Labio-buccal		9
		Mésio-distal	6,2
Racine (diamètre, région moyenne)	{ Labio-buccal		7,5
		Mésio-distal	5
		Labio-buccal	7,5

La table de la couronne est transformée en une surface triturante, elle a perdu le tiers de sa hauteur, elle laisse voir un îlot d'ivoire en retrait sur l'émail.

L'ivoire qui occupe une grande partie de cette surface est de couleur ocre jaune, taché au centre de brun, il est relativement lisse.

L'émail forme une bordure épaisse autour de la table et montre un plissement sur le côté buccal.

Sur la face mésiale et sur la face distale, l'émail de la couronne présente deux larges échancrures, fortement ouvertes au collet; elles se rétrécissent en empiétant sur la couronne. L'aspect de cette dernière en est très modifié car sa face buccale et sa face labiale sont disposées en losanges, la buccale restant plus arrondie.

Le collet qui subit ces interruptions d'émail est très irrégulier.

La face labiale de la couronne porte de nombreuses rayures, principalement sur le segment interne. Ces marques creusent légèrement la couche d'émail; leur direction est oblique de bas en haut et d'avant en arrière; plusieurs stries prennent naissance sur le bord libre antérieur, mais d'autres, toujours dans la même orientation, sont isolées sur le milieu de la couronne. Ces marques proviennent d'un frottement contre un corps étranger très dur capable d'entamer l'émail, et il faut ici penser à la *silice*, qui est abondante dans la station. Il est fort probable que mélangée aux aliments, la silice a produit ces rayures, mais encore faut-il admettre une mastication spéciale, qu'on peut désigner sous le nom d'*antérieure*, analogue à celle des rongeurs.

La racine est incurvée en arrière, elle obéit également à une seconde courbe qui porte l'apex vers la région distale.

Elle a l'aspect d'un long cône aplati dans le sens mésio-distal. La région apicale est large puisqu'elle mesure 4 millimètres.

C SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1).

Couronne	Hauteur {	labiale	10
		distale	6
	Diamètres {	mésio-distal	8,5
		labio-buccal	10
Collet (diamètre)	{ Mésio-distal		8,5
	{ Labio-buccal		10

Cette dent, ainsi que les prémolaires suivantes, est fortement retenue dans l'alvéole et je n'ai pu en mesurer les racines. Nous avons vu les mensurations du côté droit, et l'écart ne doit pas être très important.

La face antérieure est très bombée et de forme ogivale, on peut la subdiviser en deux faces secondaires verticales, celle qui avoisine la région distale est un peu plus aplatie.

La face buccale de la couronne porte une cuspide large avec émail épais, l'usure permet d'en apprécier l'épaisseur exceptionnelle.

La face triturante est dénudée, lisse, comme celle de l'incisive, et la dent ayant perdu ses caractères de canine, est transformée en *meule*.

L'ivoire est apparent sur toute la table, et la surface est concave, tandis que l'émail de la cuspide buccale plus résistant fait une légère saillie sur cette surface triturante et en occupe le tiers du côté buccal. Cette dent est plus usée du côté gauche que du côté droit de la mâchoire.

Les échancrures latérales sont accentuées, bien ouvertes et en forme de V; sur la face mésiale le caractère est plus net. Quoique normale cette disposition prend ici plus d'ampleur, elle correspond à la puissance de la dent.

Le collet est étranglé, il forme une sertissure plus accentuée que la normale.

Comme il existe un diastème important entre **C** et **I**², la face mésiale de cette dent ne porte pas de facette d'usure sur la couronne.

PM¹ SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1).

Couronne	{	Hauteur	7
		Diamètre {	
		mésio-distal	9
		jugo-buccal	11
Collet (diamètre)	{	Mésio-distal	7
		Jugo-buccal	9,5

L'aspect de la couronne est très frappant. Sa face labiale, près du collet est bombée, forme même une proéminence, elle est inclinée de haut en bas et de dehors en dedans. Cette face forme avec la face triturante un angle voisin de 110°.

En arrière la face buccale se rapproche de la normale. La face mésiale est échancrée et la perte de substance dépasse 1 millimètre ; cette échancrure forme une loge où pénètre la région angulaire distale de la canine voisine. Ces deux dents bien en place, sont serrées l'une contre l'autre. Il semble que la couronne a subi un tassement en avant contre la canine, car l'inclinaison de la dent est très visible, la racine est portée en arrière et la couronne en avant.

La face distale de la couronne, quoiqu'usée par le contact de la **PM**², est plane.

Les cuspides n'existent plus sur la couronne, une surface d'émail recouvre toute la table et l'ivoire n'est pas découvert. Le sillon intercuspidien est visible, et la substance adamantine apparaît comme un fer à cheval ouvert du côté mésial.

Le collet est étranglé surtout du côté jugal, il suit à peu près un plan horizontal, sauf sur le bord mésial où se

trouve une dépression angulaire, c'est un vestige de l'échancrure si étendue que nous avons vue précédemment sur la canine et l'incisive.

PM² SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1 et 2).

Couronne	{ Hauteur	{ jugale	7,5
		{ buccale	6
	{ Diamètres	{ mésio-distal	7,3
		{ jugo-palatin	10,5
Collet (diamètres).	{ Mésio-distal		6
	{ Jugo-palatin		9

La deuxième prémolaire est un peu plus petite que la précédente.

La couronne en avant est moins bombée que dans la PM¹. Les deux cuspides ne sont pas totalement usées.

La surface triturante est inclinée de dehors en dedans et de bas en haut.

La face mésiale est plus haute que la face distale, à cause de l'inclinaison de la dent, cette inégalité tient à l'usure plus accentuée sur la région distale, qui dans la migration de la couronne s'offrait la première au contact triturant.

La face mésiale et la face distale sont très serrées entre PM¹ et M¹, aussi l'action du frottement a déterminé une notable usure sur ces régions. Cette dent était véritablement coincée entre ses voisines.

Le collet n'est pas très marqué, il est sensiblement horizontal.

La racine, qu'une fracture de l'alvéole permet de découvrir en partie, a une tendance à la bifidité, d'autant plus que la dent ayant été fracturée vers le tiers inférieur de sa racine montre deux canaux radiculaires indépendants. Cette disposition n'est pas habituelle chez l'homme actuel.

Cette dent n'est pas dans le plan vertical, elle est encore

plus inclinée que la PM^1 , le tassement a porté la couronne en avant et cette déviation est d'autant plus visible que l'apex de la racine est resté dans sa position primitive. L'inclinaison de la dent forme avec la verticale un angle de 15° .

M¹ SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1, 3 et 4).

Longueur totale 22. .	{	Pour la couronne	6	
		Pour la racine	16	
Couronne (diamètres).	{	Mésio-distal.	10,5	
		Jugo-palatin	13	
Collet (diamètres) . .	{	Mésio-distal.	8,3	
		Jugo-palatin	12,2	
Racines .	{	Jugales {	diam. mésio-distal.	4,5
			diam. jugo-palatin (maximum): . . .	9
		postérieure {	diam. mésio-distal.	4
			diam. jugo-palatin	7,5
	{	Palatine {	diam. mésio-distal (maximum) . .	12
			diam. jugo-palatin	5

Les quatre cuspides sont fortement usées, mais on peut encore distinguer l'aspect de l'antéro-externe, plus volumineuse que les autres. La couronne débord franchement le collet. La face triturante est trapézoïde, très usée et inclinée; car elle est plus basse en dehors; en d'autres termes, l'abrasion est plus accentuée du côté palatin. Cette disposition est inverse pour les molaires inférieures.

La diminution de cette couronne est moins prononcée que celle de M^1 supérieure droite.

Les bandes d'émail intercuspidiennes forment trois festons foliacés; dans l'intervalle de ces figures adamantines apparaît l'ivoire coloré en jaune brun.

Les racines, au nombre de trois, se séparent assez près du collet, les racines externes principalement. Ces dernières sont cylindriques vers la pointe, mais leurs régions basilaires et moyennes sont aplaties dans le sens mésio-dis-

tal. Les pointes sont légèrement inclinées l'une vers l'autre.

La racine palatine est franchement divergente vers le palais, elle est aplatie dans le sens jugo-palatin.

Les facettes d'usure par contact se retrouvent en avant et en arrière sur les bords de la couronne, la facette mésiale est plus prononcée.

L'inclinaison de tassement que j'ai signalée pour les deux dents précédentes, est encore visible sur cette dent, mais à un degré moindre.

M² SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1, 5 et 7).

Longueur totale 23,5 . . .	{	Pour la couronne	7
		Pour la racine	16,5
Couronne (diamètres) . . .	{	Mésio-distal { maximum . . .	10
		{ minimum . . .	8,5
Collet (diamètres)	{	Jugo-palatin	14
		Mésio-distal	9
Racines . . .	{	Jugo-palatin	11,6
		antérieure { mésio-distal . . .	4
		(diamètres) { jugo-palatin . . .	9
		postérieure { mésio-distal . . .	4,5
		(diamètres) { jugo-palatin . . .	7
		Palatine (diamètre)	5

Comme sur les dents précédentes et la suivante, la couronne est puissante et le collet bien marqué. La couronne est profondément modifiée par l'usure, elle prend la forme losangique, à cause de la réduction de la face palatine. Cette réduction provient du frottement du bord mésial et du bord distal sur les dents voisines. L'usure mésiale est concave, la distale est sensiblement plane et porte des facettes secondaires.

La face triturante, comme sur les autres molaires supérieures, n'est pas absolument horizontale, elle est oblique de haut en bas et de dedans en dehors; la hauteur de la couronne est donc plus haute extérieurement.

La trace des cuspides ne se retrouve pas aisément, elles sont usées, la surface triturante est transformée en une table sensiblement concave, sorte de meule où apparaissent des sinuosités d'émail et quelques points d'ivoire brunâtre.

Les trois racines sont fortes et isolées, la palatine est cylindrique, divergente et libre dans ses deux tiers apicaux.

Les deux racines externes sont de la même longueur que l'interne, elles sont aplaties dans le sens mésio-distant, l'antérieure est plus forte que la postérieure, elle est sillonnée dans le sens longitudinal sur ses deux faces. Ces deux racines à base large, sont arquées, les concavités se regardent et les apex se rapprochent.

Sur le collet à la face mésiale et à la face distale, mais surtout sur la première avec le contact de M^1 , on trouve un petit sillon qui empiète sur l'émail que M. SIFFRE a découvert quand nous examinâmes ces dents en 1911. Cette lésion se retrouve plus marquée sur d'autres molaires de notre squelette, M. SIFFRE l'a attribuée au passage répété d'une tige de bois, faisant l'office de *cure-dent*¹.

M³ SUPÉRIEURE GAUCHE (fig. 28-1 et 6).

Longueur totale 21,5 . . .	{	Pour la racine	15,5
	{	Pour la couronne	6
Couronne (diamètres) . . .	{	Mésio-distal	9,6
	{	Jugo-palatin	13,5
Collet (diamètres)	{	Mésio-distal	7,5
	{	Jugo-palatin	12,5
Racines. {	{	jugale {	Mésio-distal 7
		(diam. max.) {	Jugo-palatin 6
	{	palatine {	Mésio-distal 5,3
		(diam. max.) {	Jugo-palatin 6

Cette dent est fortement aplatie dans le sens mésio-distal. La couronne est ellipsoïde à grand axe transversal. La

1. D^r SIFFRE. Note sur une usure spéciale des molaires du squelette de La Quina. *Bull. S. P. F.*, 1911, p. 741.

face triturante est moins usée que sur les autres molaires, elle est encore uniformément recouverte d'émail; néanmoins aucune cuspide n'est visible et on ne peut dire s'il y en avait cinq primitivement. Les sillons de la couronne semblent cependant limiter les deux cuspides externes sous forme de petites cupules. Le centre de la surface triturante est plus déprimé que la périphérie.

Les bords de la couronne sont bombés sur les faces palatines et jugales.

La face mésiale possède une large facette de contact, elle mesure 7 millimètres de largeur, elle est concave et loge amplement le bord distal de M^2 .

Le collet est sensiblement horizontal. On ne distingue que deux racines principales: la palatine et la jugale; elles sont de forme pyramidale, un peu aplaties. La racine palatine est reliée à la jugale par une lame qui simule une petite racine, située exactement dans l'axe de la dent. La pointe est légèrement incurvée vers l'axe et non divergente, elle est régulièrement effilée.

La racine jugale est droite, subtriangulaire, et sillonnée longitudinalement en dehors. Vues par la face distale, ces racines se trouvent sur un plan vertical et inscrites dans une figure à peu près rectangulaire.

PM¹ INFÉRIEURE DROITE (fig. 29-2).

Longueur totale 23	{ Pour la couronne	6
	{ Pour la racine	17
Couronne (diamètres)	{ Mésio-distal	7,2
	{ Jugo-lingual	10
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	6
	{ Jugo-buccal	9
Racine (région moyenne) (diamètres)	{ Mésio-distal	5
	{ Jugo-buccal	8,5

Les caractères de cette dent sont à peu près les mêmes

que ceux de la **PM**¹ inférieure gauche. La face labiale de la couronne est bombée et la cuspide qui la surmontait est usée.

L'angle de cette face avec le rebord alvéolaire est de 52°, il est assez éloigné de la normale qui accuse 90°. Cette disposition est normale dans la dentition de lait et chez les anthropoïdes adultes.

La cuspide linguale est moins intéressée par l'usure, cette dent est même la mieux conservée à ce point de vue ; cette cuspide est accentuée, du côté de la table, par deux infundibula étoilés.

La racine, ainsi que ses mensurations l'indiquent, est très forte, bien déprimée sur ses faces mésio-distales. Vers le quart inférieur elle se rétrécit très brusquement en une pointe étranglée et projetée en avant, ce qui est anormal.

La face mésiale est sillonnée longitudinalement, ainsi que la face distale, mais ici l'ébauche des deux racines est moins marquée que sur la dent homologue gauche.

Les rugosités d'insertions ligamentaires sont très développées surtout vers la pointe de la racine, là il existe même une véritable couronne de petits tubercules allongés qui précède l'étranglement terminal signalé plus haut.

L'orientation de la dent offre une disposition très intéressante reconnue par M. SIFFRE¹.

Le plan vertical jugo-buccal n'est plus perpendiculaire à l'arc dentaire, car la **PM**¹ a subi un mouvement de rotation en dehors ; en d'autres termes, l'angle mésio-jugal est devenu externe. Ce signe vient s'ajouter à tous les autres caractères ancestraux que j'ai signalés, puisqu'on le retrouve dans la première dentition de l'enfant et chez les anthropoïdes.

1. A. SIFFRE. Les caractères hominiens de la première prémolaire inférieure. Tirage à part extrait du *Monde dentaire*. 1913.

PM² INFÉRIEURE DROITE (fig. 29-1).

Longueur totale 23 . . .	{ Pour la couronne	3,5
	{ Pour la racine	17,5
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	8
	{ Jugo-buccal	10
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	7
	{ Jugo-buccal	8,5
Racine (diamètres)	{ Mésio-distal	5
	{ Jugo-buccal { maximum	9
	{ Jugo-buccal { minimum	3,5

Cette dent dépasse la moyenne actuelle dans des proportions de un tiers, surtout en largeur.

Les cuspides sont usées, on retrouve cependant les traces de la buccale. Comme sur la **PM¹** précédente la face jugale de la couronne est losangique et forme un angle de 45° avec le plan alvéolaire, son bombement a la même exagération. Sur les faces mésiale et distale, surtout sur la première, on voit des facettes d'usure de contact.

La racine est anormale, son extrémité brusquement étranglée est reportée en avant. Sur les faces mésiale, distale et jugale il existe des sillons longitudinaux; sur la distale le sillon est même double. C'est là un signe de la tendance à la multiplicité des racines. Si cette tendance semble ébaucher quatre racines, elles n'arrivent pas à s'individualiser, car elles restent intimement unies et convergent vers un apex unique. Les sillons de la racine sont moins profonds que sur **PM¹**.

M¹ INFÉRIEURE DROITE

Longueur totale 21 . . .	{ Pour la couronne	6,5
	{ Pour la racine	14,5
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	12
	{ Jugo-buccal	11,5
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	9,5
	{ Jugo-buccal	10,5
Racines (diamètres)	{ Mésio-distal { collet	9,5
	{ Mésio-distal { milieu	4,5
	{ Jugo-buccal	9

La hauteur de la couronne, comme sur les autres dents, est fortement réduite, l'usure dénote une mastication intense. Les cinq cuspides sont abrasées.

La surface triturante est inclinée de haut en bas et de dedans en dehors, elle est sensiblement carrée. On distingue sur cette surface cinq îlots brunâtres correspondant à l'ivoire sous-cuspide.

La face mésiale et surtout la face distale sont creusées de facettes d'usure par contact, la dernière en forme de croissant.

Le collet est bien marqué, sa région buccale est recouverte d'un dépôt de tartre de 4 millimètres de hauteur, il empiète sur la couronne et sur la racine. Le bord distal du collet est creusé par un sillon sur lequel je reviendrai plus loin (lésion de cure-dent).

Les racines forment deux pyramides aplaties dont le grand axe est transversal, elles sont sensiblement incurvées en arrière. Chaque pyramide radiculaire, surtout la mésiale, tend à la bifidité; en effet la racine antérieure est dédoublée à la pointe et on retrouve deux apex.

M² INFÉRIEURE DROITE (fig. 29-3).

Longueur totale 20,5 . . .	{ Pour la couronne	5
	{ Pour la racine	15,5
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	12,5
	{ Jugo-buccal	12
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	10,5
	{ Jugo-buccal	10,5
Racines (groupe des) (diamètres)	{ Mésio-distal (région moyenne). . .	8,5
	{ Jugo-buccal (— —)	11,5

L'usure de la couronne, l'abrasion des cuspides et la vaste surface triturante caractérisent également cette dent.

L'ivoire apparaît au niveau de la cuspidé antéro-externe sous forme d'une cupule; ailleurs les dépressions offrent la

forme d'un fer à cheval pour les cuspides postérieures ou d'une petite cuvette pour la cuspide postéro-externe. Du côté buccal, la couronne a subi je crois une fracture récente et la table a perdu environ 3 millimètres de son rebord.

Le groupe des racines est assez compliqué :

1° Une racine mésiale à deux colonnes soudées, mais dont les pointes sont libres sur une longueur de 1 et 2 millimètres ;

2° Une racine distale légèrement sillonnée longitudinalement ;

3° Une racine buccale plus grêle et plus courte que les précédentes, à section ronde. Elle fait saillie en dehors de la dent, elle est assez arquée, avec une concavité regardant l'axe de la dent.

Cette tendance à la subdivision, qui constitue presque un type de M^2 inférieure à quatre racines, n'est pas habituelle aujourd'hui.

La multiplicité radiculaire, les sillons transversaux, les saillies vers les pointes et les rugosités de la surface, dénotent sur ces racines de solides ligaments avec une implantation très puissante.

M^3 INFÉRIEURE DROITE (fig. 29-4).

Longueur totale 22 . . .	{ Pour la couronne	5,5
	{ Pour la racine	16,5
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	11,5
	{ Jugo-buccal	13
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	9
	{ Jugo-buccal	11
Racine (région moyenne) .	{ Mésio-distal	6
	{ Jugo-buccal	10

La couronne offre les mêmes caractères d'abrasion et celle-ci ne permet pas d'identifier le nombre des cuspides. La déclivité en dehors est accentuée à un point tel que la

hauteur de l'émail du côté buccal atteint 5^{mm},5, tandis que du côté jugal elle tombe à 2^{mm},5. L'ivoire apparaît sous forme de deux taches brunes antérieures et d'un croissant postérieur. Le bord mésial de la couronne porte une facette d'usure ondulée avec deux petits sillons verticaux. Le tassement antérieur est moins prononcé ici entre la M^3 et la M^2 . La face distale de cette dent ne porte pas de facette de contact puisqu'elle est libre.

Les racines sont au nombre de deux et puissantes : l'une jugale, l'autre buccale. Elles sont soudées dans les deux tiers supérieurs, puis, les pointes sont libres. La racine jugale est un peu plus longue, elle est arrondie. La buccale sensiblement plus large est subcylindrique.

Les deux racines sont légèrement incurvées en arrière.

Cette dent, souvent en régression aujourd'hui, est ici aussi forte que la M^2 , elle est en pleine activité physiologique.

C INFÉRIEURE GAUCHE (fig. 29-5).

Longueur totale 28,5	{	Pour la couronne	8
		Pour la racine	20,5
Couronne (diamètres)	{	Mésio-distal	8,5
		Labio-buccal	9
Collet (diamètres)	{	Mésio-distal	6
		Labio-buccal	9
Racine (diamètres) maxi-	{	Mésio-distal	6
		Labio-buccal	9,5
mum.			

Comme toutes les autres pièces de la denture cette canine est de taille volumineuse, sa longueur de 28^{mm},5 doit être augmentée de 5 ou 6 millimètres pour compenser l'usure, ce qui donnerait un total de 34 millimètres au lieu de 25^{mm},6 indiqué par les auteurs pour la dent moderne.

Généralement cette dent représente un cône aplati dont l'apex est dans le plan vertical, ici la dent est établie suivant un plan courbe à concavité postérieure.

La couronne déborde sur les faces de la racine, sauf sur la face mésiale.

En avant au-dessus du collet, il existe une saillie inhabituelle dans les races humaines modernes. Ce bombement de la face labiale est si prononcé qu'il modifie l'aspect de la dent, car actuellement la face labiale se trouve à peu près dans le prolongement de la même face radiculaire.

La face labiale de la couronne forme avec l'axe de la racine un angle de 30° ; on pourrait subdiviser cette face en deux parties secondaires, dont l'une, la distale, est plus développée et plus rejetée en arrière.

Sur les deux côtés de la couronne, face mésiale et face distale on observe une facette d'usure de contact avec I^2 et PM^1 .

La face buccale de la couronne est évidée, son bord est limité par un bourrelet d'émail saillant et dans la concavité on aperçoit deux colonnettes verticales; ce plissement d'émail rappelle la disposition qu'on retrouve sur les incisives. Ce puissant développement adamantin se voit nettement sur la couronne privée de la cuspide; là, particulièrement en avant, on voit l'émail atteindre $1^{mm},5$ d'épaisseur, ce qui est exceptionnel.

La surface usée de la couronne laisse voir un croissant d'ivoire légèrement en retrait.

Le collet est irrégulier, car sur sa partie mésiale il décrit une forte courbe qui échancre la couronne; en arrière il est peu marqué. Sur la face distale il répond à un angle très ouvert formé par la couronne et la racine. En avant la forte accentuation du collet est causée par la proéminence de la couronne.

La racine est moins conique que chez l'homme moderne, elle offre un aplatissement mésio-distal très notable, il en

résulte deux faces et deux bords. Les deux faces (mésiale et distale) sont parcourues longitudinalement par un sillon. Cette disposition suggère une tendance à la bifidité ; toutefois un seul apex est visible.

Les deux bords (labial et buccal) forment des colonnes sensiblement égales.

La région apicale est renflée.

Cette racine au lieu d'être uniformément conique porte un rétrécissement au collet, puis sa région moyenne est élargie et enfin sa portion terminale rétrécie est coiffée d'un renflement à la pointe.

Beaucoup moins lisse que la normale, la surface de cette racine, surtout vers la pointe, offre par ses aspérités de solides moyens d'attache aux ligaments alvéolaires.

Le rétrécissement constaté au niveau du collet contribue aussi à la solidité de l'implantation, il y a là une véritable sertissure.

Cette dent a perdu ses propriétés, elle ne pouvait plus ni couper ni déchirer ; la couronne est transformée en meule.

L'usure s'est produite par une mastication antérieure très prononcée.

PM¹ INFÉRIEURE GAUCHE (fig. 29-6).

Longueur totale 25,5	{ Pour la couronne	6,5
	{ Pour la racine	19
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	8,3
	{ Jugo-buccal	10
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	6
	{ Jugo-buccal	7,5
	{ Mésio-distal	5,3
Racine (diamètres)	{ Jugo-buccal { maximum	8,5
	{ minimum	4

La face labiale de la couronne est de forme losangique à

cause de l'usure de la cuspidé antérieure, son axe vertical forme avec le rebord alvéolaire un angle de 45° au lieu de 90° comme c'est la règle actuellement. Cette particularité tient au fort développement et au bombement du lobe antéro-externe de la dent. Ce caractère existe sur *pm*¹ inférieure de l'enfant et sur la **PM**¹ inférieure des Anthropoïdes; il est donc intéressant de le retrouver sur un adulte moustérien comme une tendance à la conservation d'un type dentaire primitif.

L'usure de la couronne n'est pas complète; on y trouve une cuspidé buccale presque intacte, doublée d'une autre petite cuspidé du côté distal. La cuspidé jugale est usée.

Le collet est bien marqué, ce caractère est assez rare aujourd'hui.

La racine a une tendance au dédoublement car la face mésiale et la face distale sont profondément sillonnées dans le sens de la longueur; la face mésiale porte même deux sillons. On peut estimer la pénétration de ces sillons au tiers de l'épaisseur radiculaire. Cette disposition est très rare aujourd'hui. L'ébauche de double racine est d'autant plus accentuée qu'une petite pointe d'émail s'échappe de la couronne et remonte sur le collet au niveau des sillons.

La surface radiculaire porte des rugosités cémentaires, indices d'une dent bien attachée. La dent était probablement un peu déchaussée, car des dépôts de tartre sont visibles en avant et en arrière, au niveau et au-dessus du collet.

Les facettes mésiales et distales d'usure de contact sont plus nettes ici qu'à droite et à l'inverse des traumatismes semblables examinés sur les autres dents, où la lésion se

trouve exactement sur le milieu de la région mésiale et distale, ici ces empreintes sont déplacées. Cette variation tient à la rotation de la dent sur son axe. En effet l'angle antéro-externe de la dent est porté plus en dehors, et l'angle antéro-interne touche légèrement la face distale de la canine. Ces angles sont précisément les points porteurs de facettes.

PM² INFÉRIEURE GAUCHE

Longueur totale 26	{ Pour la couronne	6,5
	{ Pour la racine	19,5
Couronne (diamètres)	{ Mésio-distal	8,5
	{ Jugo-buccal	10
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	7
	{ Jugo-buccal	8
Racine (diamètres région	{ Mésio-distal	5
moyenne)	{ Jugo-buccal	7,5

La couronne n'est pas exactement semblable à celle de PM² inférieure droite.

L'angle formé par sa face mésiale et le plan horizontal du collet est plus ouvert, il mesure 52°. Cette face, d'autre part, est plus ronde et de proportions un peu plus fortes. L'usure est sensiblement la même, c'est-à-dire que la couronne est plus atteinte en dehors, d'où il résulte une inclinaison de la surface triturante de dedans en dehors et de haut en bas.

La racine de cette dent est très allongée, elle est droite et terminée régulièrement en une pointe. Toutefois sa face mésiale est parcourue dans la longueur par deux sillons peu profonds qui esquissent une colonnette aplatie sur la racine principale. La face distale est creusée d'un seul sillon plus accentué qu'en avant. La pointe est légèrement étranglée et ne porte qu'un apex.

Mⁱ INFÉRIEURE GAUCHE (fig. 29-7).

Longueur totale 21,5 . . .	{ Pour la couronne	6,5
	{ Pour la racine	15
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	12
	{ Jugo-buccal	11,5
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	9
	{ Jugo-buccal	9
Racines (région moyenne	{ Mésiale { Jugo-lingual . . .	9
maximum)	(diamètres). { Mésio-distal . . .	4
	{ Distale { Jugo-lingual . . .	8,5
	(diamètres). { Mésio-distal . . .	4,5

Comme sur les autres dents, l'usure de la couronne n'est pas exactement plane, l'angle mésio-lingual est plus élevé.

Les trois cuspides jugales sont peu visibles, deux vestiges de sillons indiquent cependant qu'elles existaient. Les deux cuspides linguales sont également rasées. Sur la couronne on trouve les emplacements de quatre îlots d'ivoire correspondant à quatre cuspides, tandis que la cinquième, la mésio-linguale, moins usée est encore représentée par un plan d'émail.

Les facettes d'usure par contact sont accentuées, leur profondeur dépasse 1 millimètre. Les arêtes de ces facettes contre le bord de la couronne sont vives, d'autre part la cavité creusée est nettement concave. Ces signes font supposer un mouvement de latéralité limité, supportant une certaine pression et non un déplacement étendu dont l'usure plane serait le caractère.

Le collet est accentué, un dépôt irrégulier de tartre s'y étale en dedans, et en dehors.

Sur la région distale le collet est creusé d'un sillon très prononcé que mon ami le D^r SIFFRE a découvert en 1912, quand nous examinions ces dents; il l'a désigné sous le nom de lésion en *cure-dent*.

Jé reviendrai sur ce traumatisme dans un chapitre spécial.

Les racines forment deux masses aplaties dans le sens antéro-postérieur, l'une antérieure ou mésiale, l'autre postérieure ou distale. La racine mésiale est un peu plus courte et légèrement incurvée en arrière. Chaque racine, surtout la mésiale, tend au dédoublement ; ainsi en avant, la région mésio-jugale est transformée en colonne sensiblement détachée et plus longue que le pont de ciment qui l'unit à la colonne mésio-buccale.

Ces racines donnent l'impression d'être massives, car leur longueur n'est pas exagérée. M. POINSOT, cité par J. CHOQUET, admet que la longueur de la racine est en raison inverse de la longueur de la couronne, on pourrait ajouter ici que la largeur de la racine compense la réduction de sa longueur.

M² INFÉRIEURE GAUCHE (fig. 29-8).

Longueur totale 24 . . .	{ Pour la couronne	6
	{ Pour la racine	18
Couronne (diamètres) . . .	{ Mésio-distal	12,3
	{ Jugo-buccal	12
Collet (diamètres)	{ Mésio-distal	11
	{ Jugo-buccal	10,5
Racines (ensemble du bloc, région moyenne) (diamètres)	{ Mésio-distal	9
	{ Jugo-buccal	9,5

Cette deuxième molaire inférieure est un peu plus forte que la M¹, ce qui est contraire aux mensurations prises sur les dents actuelles, où la M² est sensiblement plus petite que la M¹. Ce caractère nous rappelle que chez les Anthro-
poïdes les molaires croissent de volume de M¹ à M³ ; dans les races européennes elles décroissent, mais peuvent être égales dans les races primitives.

En dehors des mensurations, cette dent donne l'impression d'être plus puissante que la précédente.

La couronne est assez réduite par l'usure mais cependant moins que sur la M^1 précédente. On y voit les traces de cinq cuspides, où l'ivoire n'est pas découvert ; la cuspidé mésio-linguale est la plus saillante, car l'usure de la couronne n'est pas plane et surtout moins prononcée que du côté droit.

La plus petite cuspidé est située à l'angle jugo-distal, elle est assez nette.

Le contact des deux molaires limitantes (M^1 et M^2) a produit également sur la face mésiale et sur la face distale une facette de frottement plus plane et moins importante que celle de la M^1 .

Le collet est bien marqué ; sur la région mésiale on voit un sillon transversal de 4 millimètres de longueur sur un faible millimètre de largeur ; il est situé en regard et orienté dans le même sens que le sillon signalé précédemment sur la face distale de M^1 . C'est sur M^2 l'empreinte correspondante de la lésion dite de *cure-dent*.

La masse radiculaire se divise en deux groupes. L'un antérieur ou mésial se subdivise à son tour en deux éléments, le mésio-jugal en colonne isolée seulement à la pointe, l'autre, le mésio-buccal plus court, plus aplati et incurvé en arrière.

Le groupe distal est plus homogène, un peu moins large que le précédent et légèrement sillonné longitudinalement.

Sur la face buccale de la racine ; au tiers supérieur, là, où elle forme un bloc, se détache une petite racine adventive de 3 millimètres, dont la pointe incurvée est dirigée en bas. Ce n'est là qu'une anomalie, à moins d'y reconnaître une quatrième racine.

Ordinairement, chez l'homme actuel, les racines de la M^2 inférieure sont au nombre de deux, ici au contraire nous

trouvons une racine mésiale bifide, une distale très forte et une quatrième adventive très petite.

Ce sont là des moyens de fixation très solides.

M² INFÉRIEURE GAUCHE (fig. 29-9).

Longueur totale 22,3	Pour la couronne	5,3
	Pour la racine	17
Couronne (diamètres)	Mésio-distal	11,5
	Jugo-buccal	13
Collet (diamètres)	Mésio-distal	9
	Jugo-buccal	11
Racines (diamètres région moyenne)	Mésio-distal	7,5
	Jugo-buccal	11

La couronne de cette troisième molaire est un peu plus forte que celle de la M² inférieure voisine.

La surface triturante est sensiblement plane avec déclivité en dehors et en arrière. Les cuspidés n'existent plus, mais les sillons latéraux permettent d'en compter quatre. Le bord libre de la couronne est bombé.

Sur la région mésiale existe une forte échancrure d'usure par contact, où la portion distale de la M² vient se loger. L'usure dépasse ici 2 millimètres, la facette est en forme de croissant.

La masse radiculaire se détache d'un collet bien serti, elle est sensiblement aplatie dans le sens mésio-distal, c'est-à-dire que le diamètre jugo-buccal l'emporte sur l'autre.

Vers la région moyenne les deux pointes se séparent ; l'une d'elles, la jugale, est beaucoup plus grosse, l'autre, la buccale, est cylindrique et incurvée vers l'axe de la dent.

Cet ensemble affecte la forme d'une pyramide assez effilée, tandis que la projection des M¹ et M² inférieures s'inscrit plutôt dans un rectangle.

Cette dent n'est nullement atrophiée, ses racines sont fortes et sa couronne est étendue.



Fig. 29. — Dents.

1. Deuxième prémolaire inférieure droite. Face distale. — Gr. = 2 Diam. — Facette d'usure de contact. Apex anormal. — 2. Première prémolaire inférieure droite. Face distale. — Gr. = 2 Diam. — Facette d'usure de contact. — 3. Deuxième molaire inférieure droite. Face buccale. — Gr. = 2 Diam. — Fracture de la face buccale de la couronne. Type peu habituel de molaire inférieure à quatre racines. — 4. Troisième molaire inférieure droite. Face jugale. — Gr. = 2 Diam. — 5. Canine inférieure gauche. Face labiale. — Gr. 2 = Diam. — 6. Première prémolaire inférieure gauche. Face distale. Facette d'usure de contact. — Gr. 2 = Diam. — 7. Première molaire inférieure gauche. Face distale. — Gr. = 2 Diam. — Sillon du collet; lésion de cure-dent. — 8. Deuxième molaire inférieure gauche. Face mésiale. — Gr. = 2 Diam. — Sillon du collet; lésion de cure-dent. — Ce sillon ainsi que celui de la dent précédente étaient en regard. — Petite racine adventive sur la face buccale. — 9. Troisième molaire inférieure gauche. Face mésiale. — Gr. = 2 Diam. — Facette d'usure de contact.

RADIOGRAPHIE DES DENTS

A première vue, en comparant les chambres pulpaire néanderthaliennes aux mêmes organes modernes, elles paraissent grandes mais proportionnelles à la taille exagérée des dents.

On sait que les cavités pulpaire diminuent de volume avec l'âge et peuvent même « se combler si le pouvoir odontoblastique se poursuit toute la vie¹ ».

Ici, nous ne voyons aucune oblitération.

Les radiographies de la figure 30 nous montrent l'évolution de la pulpe chez plusieurs sujets néanderthaliens. Les photographies 2 et 3 de la figure 30 appartiennent à l'enfant de huit ans (Homo 18). Les deux prémolaires supérieures de lait possèdent de grandes chambres pulpaire; ces dents doivent tomber vers neuf ou dix ans, elles ne sont donc pas loin de leur chute. Nous assistons à la résorption de leurs racines et à la poussée qu'exécutent contre elles les PM^1 et PM^2 . Ces dernières dents sont encore incluses dans le maxillaire et leurs couronnes apparaissent comme deux taches très obscures répondant à l'émail épais de la couronne entièrement constituée. Mais au-dessus, la transparence relative qui répond à la masse d'ivoire, indique que ses couches ne sont pas entièrement déposées.

La dent de six ans, M^1 , sortie depuis un certain temps, peut-être deux ans, n'est pas encore pourvue de racines entières, et on voit en outre les vastes proportions de la chambre pulpaire. Les cornes coronaires ne sont pas encore bien différenciées.

1. DIEULAFÉ et HERPIN. Anatomie de la bouche et des dents. Paris, 1909, p. 140.

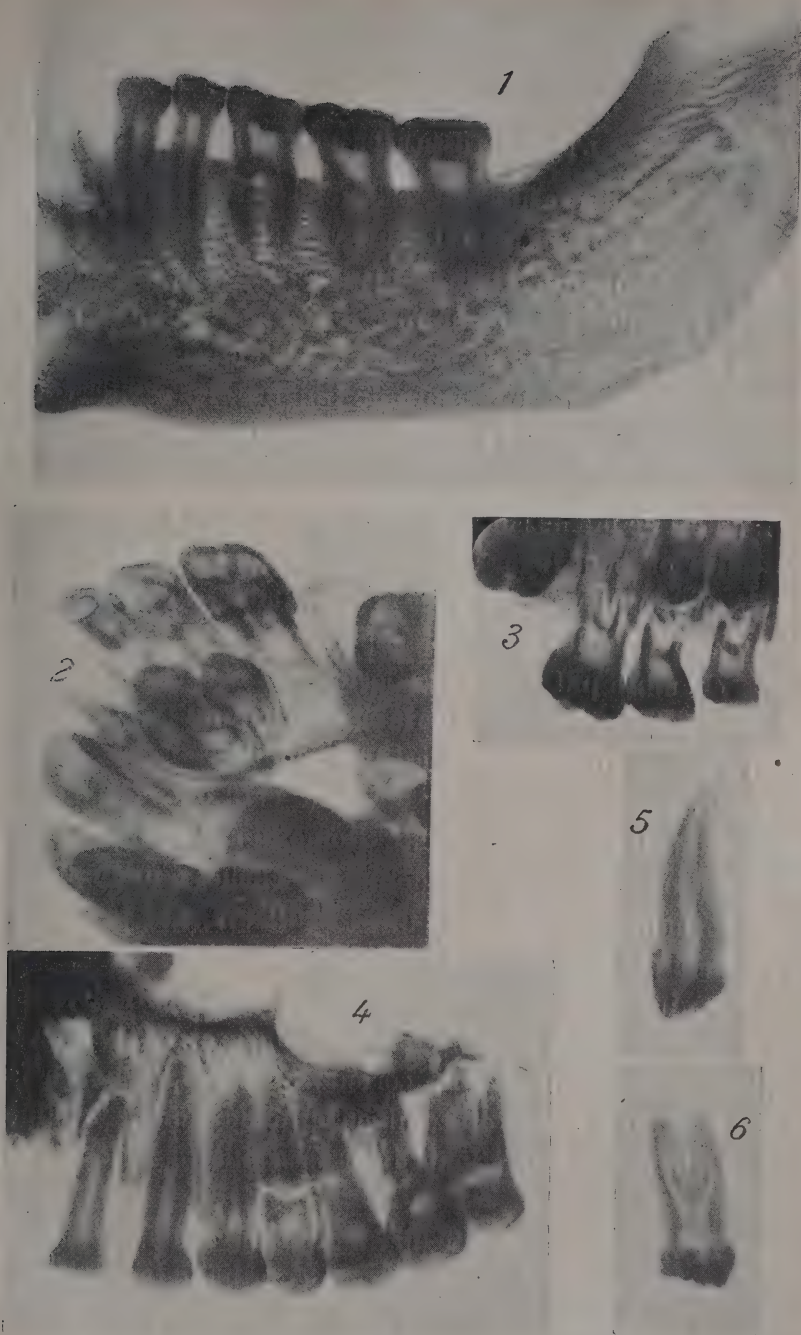


Fig. 30. — Radiographie des dents.

1. Branche inférieure gauche du maxillaire de Homo 9 (La Quina). Les chambres pulpaire ne sont pas oblitérées, leurs cornes sont peu visibles. — 2. Maxillaire supérieur de l'enfant moustérien âgé de huit ans. Homo 18 (La Quina). Projection inclinée. Les prémolaires définitives sont situées sous les prémolaires de lait. La canine et les incisives de remplacement sont encore incluses dans les alvéoles. — 3. Maxillaire supérieur de l'enfant moustérien âgé de huit ans. Homo 18 (La Quina). Projection latérale. Les deux prémolaires de lait avec vastes chambres pulpaire, sont refoulées par les prémolaires définitives. La première molaire définitive est sortie, mais ses racines ne sont pas encore entièrement développées. — La deuxième grosse molaire est en formation dans son alvéole. — 4. Maxillaire supérieur gauche de Homo 5 (La Quina). Chambres pulpaire moins vastes que celles de l'enfant. La deuxième incisive présente deux cornes pour ses cuspidés. Les apex des dents sont restés en place dans le fond de l'alvéole, tandis que la couronne a subi une migration en avant ; phénomène de tassement. — 5. Canine supérieure droite. Homo 5 (La Quina). L'abrasion de la couronne est telle que la chambre pulpaire se rapproche de la surface triturante. — 6. Prémolaire supérieure droite. Homo 20 (La Quina). Vaste chambre pulpaire. La corne de la cuspidé jugale est plus développée.

(Clichés du Dr NAHAN.)

La dent de douze ans, M^2 , est incluse dans son alvéole, la couronne adamantine est seule visible.

Si nous comparons cette jeune dentition moustérienne à celle de l'adulte de la même race, on constate un écart très grand dans le volume réciproque des chambres pulpaire, car sur la mâchoire inférieure de Homo 9, les cavités sont plus réduites (fig. 30-4) et les cornes bien visibles. C'est d'ailleurs le processus qui se passe actuellement.

Il en est de même sur la mâchoire de Homo 5 (fig. 30-4) ; en outre on peut juger sur la radiographie du tassement antérieur des dents et d'une certaine faiblesse de la paroi alvéolaire entre les PM et M^1 supérieures.

La chambre pulpaire de I^2 porte deux cornes très développées qui se rapprochent de la surface triturrante, et l'épaisseur d'ivoire qui les sépare est très réduite.

Sur la même planche, deux dents (5 et 6) ont été figurées isolément, C supérieure droite (Homo 5) et PM supérieure droite (Homo 20) ; elles ont donné des clichés d'une netteté irréprochable, comme les autres d'ailleurs, que je dois à l'habileté et à l'obligeance du Dr NAHAN.

La canine, dont l'usure cuspidienne est considérable, possède une chambre pulpaire assez allongée et étranglée au milieu, son prolongement coronaire se rapproche de la table triturrante et on voit combien la dénudation de la pulpe est proche, si la formation d'ivoire secondaire n'intervient pas.

La PM supérieure droite (fig. 30-6) trouvée en 1921 dans le gisement à côté de trois autres dents humaines isolées, ne peut être homologuée avec certitude comme première ou deuxième. Sur mes autres dents moustériennes j'ai trouvé des PM^2 supérieures à deux racines, alors qu'habituellement dans nos races elles n'en ont qu'une. Quoi qu'il en

soit, ici, la chambre, au niveau du collet, apparaît large, renflée avec deux prolongements coronaires bien marqués, celui de la cuspide jugale est plus important que celui de la cuspide buccale. Nous avons vu précédemment que chez ce Néanderthalien le bombement des deux tubercules est très inégal.

Les deux prolongements radiculaires sont bien ouverts.

Cette dent est moins usée que son homologue sur Homo 5, et la cavité pulpaire est assez distante de la surface trituerante.

Toutes ces dents, sauf celles de l'enfant (Homo 18) appartiennent à des adultes encore jeunes et aucune d'elles ne présente d'oblitérations dans les chambres ou dans les racines.

RÉSUMÉ DE L'ANATOMIE DENTAIRE

Après avoir décrit toutes les dents de cet homme fossile il est utile de tirer de cette étude quelques conclusions et d'en résumer les principaux caractères.

Les particularités anatomiques, la puissance et l'usage de ces dents nous montrent combien elles diffèrent du type actuel.

Les mensurations sont supérieures à celles données comme maxima pour l'*Homo sapiens*. Je ne cite qu'un exemple celui de la canine supérieure dont la longueur rectifiée est de 36 millimètres, au lieu de 32, dimension qu'on rencontre exceptionnellement aujourd'hui.

Les dents sont plus fortes que celles de Spy et de Mauer.

Si les diamètres antéro-postérieurs sont parfois moindres, il faut attribuer cette différence à l'usure par contact qu'on ne signale pas sur les autres mâchoires néanderthaliennes

et qui à La Quina, réduit l'organe à des proportions qui dépassent souvent 3 millimètres.

Les couronnes sont larges, débordantes, recouvertes d'un bel émail très épais, puisqu'il atteint 1^{mm},5.

Les plissements de l'émail, visibles sur quelques couronnes, indiquent une complication assez notable en rapport avec la puissance de la dent.

Le lobe externe de la première prémolaire inférieure est très bombé, ce caractère existe sur la même dent de lait chez l'homme et sur la définitive des *Anthropoïdes*, mais il fait défaut chez l'homme adulte actuel. C'est donc chez notre fossile la conservation d'un caractère ancestral.

Le collet est bien marqué, c'est un signe qui indique une sertissure alvéolaire puissante.

Les racines sont d'une longueur et d'une largeur dépassant la moyenne, leur nombre aussi est parfois exagéré.

Souvent les racines tendent à la bifidité, comme sur les premières prémolaires inférieures, ou sont même bifides comme sur les deuxième prémolaires supérieures et la première molaire inférieure. Ces caractères sont rares aujourd'hui.

Les sillons longitudinaux de la deuxième prémolaire inférieure indiquent une tendance au type à quatre racines, mais l'apex est unique. La deuxième molaire inférieure possède quatre racines, ce qui est exceptionnel aujourd'hui.

La région apicale est parfois renflée comme dans les premières prémolaires inférieures, le renflement peut se localiser à la région moyenne de la racine comme on l'observe sur les canines.

Les dents de sagesse, en régression chez les Européens, égales aux autres molaires dans les races primitives, sont ici aussi fortes, sinon davantage, que les deuxième

molaires. C'est un caractère important qui rapproche la race néanderthaliennne des Anthropoïdes.

Toutes ces dents étaient fortement maintenues dans leurs alvéoles; les plissements, les rugosités et les tubercules du cément sont des indices de ligaments puissants, inconnus à un tel degré chez l'homme moderne. Ce caractère joint à celui de la multiplicité des racines qu'on retrouve sur plusieurs dents accentue la vigueur de cette denture.

La position des premières prémolaires inférieures est modifiée, elles ont subi une première rotation en dehors sur leur axe vertical. Cette particularité est la conservation d'un état ancestral que nous retrouvons dans la première dentition de l'enfant humain et chez les Anthropoïdes adultes.

La radiographie des dents nous révèle des chambres pulpairees spacieuses et des prolongements plus développés dans la direction des cuspidés dont le volume est supérieur aux nôtres.

Tous ces caractères exceptionnels et isolés chez l'homme moderne se trouvent réunis ici sur un même type humain; ils forment un ensemble normal, propre à la race moustérienne et contribuent à la différencier.

USURE DES DENTS ET MASTICATION

Usure des cuspidés. — Nous avons constaté sur toutes les dents un profond degré d'usure coronaire; les cuspidés sont abrasées et l'ivoire apparaît en îlots ou en segments étendus.

Les tables dentaires correspondent à une surface triturante uniforme, presque horizontale, où les aspérités d'émail n'existent plus.

Toutes ces transformations sont dues à la mastication, c'est-à-dire au jeu de la mandibule qui produit la diduction et la projection en avant, et aussi à la combinaison de ces deux mouvements d'où dérive la circumduction.

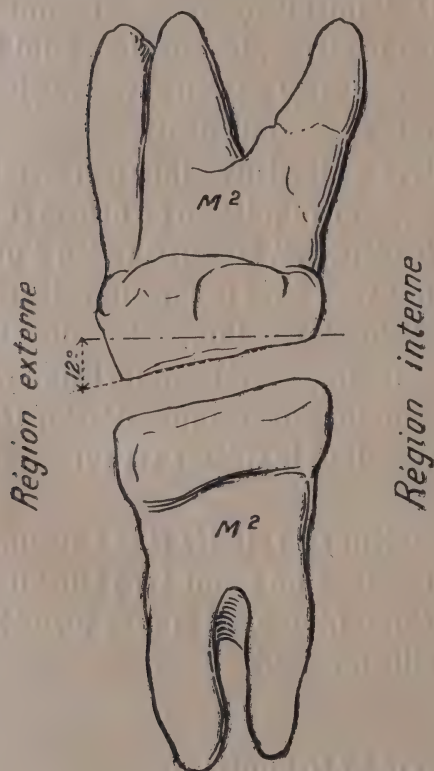


Fig. 31. — Usure des dents et mastication.

Deuxièmes molaires gauches. La dent supérieure et l'inférieure sont en occlusion. Vues par la face distale. L'usure des tables forme un plan incliné en dehors. L'angle de cette surface triturante avec plan horizontal est de 12 degrés.

Tous ces frottements ont entraîné une usure qui intéresse le tiers environ des couronnes.

En avant, les deux incisives existantes, et sans aucun doute toutes celles qui manquent, ont perdu leur fonction tranchante : ce sont des meules. Sur les côtés, les canines n'ont plus de pouvoir dilacérant, et toutes les molaires ont subi une abrasion semblable.

L'inclinaison des tables triturantes est également intéressante à observer, car elles ne sont pas exactement horizontales (fig. 31). Elles subissent ici, mais à un degré moins fort,

l'usure oblique qu'on constate chez les ruminants. Les surfaces triturantes des deux arcades suivent un plan incliné de haut en bas et de dedans en dehors ; les tables supérieures regardent en bas et en dedans et les tables infé-

rieures regardent en haut et en dehors. Il résulte de cette disposition que les faces externes des dents supérieures sont moins usées que les faces externes des dents inférieures.

Le contraire a lieu pour les faces internes.

L'égalité d'usure n'est pas absolue pour toutes les dents de même nom ; ainsi le groupe des molaires supérieures et inférieures droites est plus usé que celui du côté gauche. L'occlusion de toutes ces molaires se faisait en *bout à bout*, mais il faut admettre aussi que cet homme insistait dans sa mastication davantage sur le côté droit. Ce détail n'a d'ailleurs pas grande importance.

La première grosse molaire, ou dent de six ans, apparue en premier lieu dans la bouche comme dent définitive, n'est pas la moins usée.

Les canines portent sur la face buccale des facettes d'usure, signe évident des mouvements répétés d'avant en arrière de la mâchoire inférieure.

Facettes d'usure par frottement mitoyen. — Le contact de la face mésiale et de la face distale de presque toutes les dents a produit, grâce à la mobilité de ces organes, une facette juxtaposée d'usure.

Ce traumatisme tient à un certain jeu de la dent à l'intérieur de son alvéole quoiqu'elle y soit solidement enchâssée, et il décele une vigoureuse mastication (fig. 28-5 et fig. 29-2).

Ces facettes sont rondes, elliptiques ou rectangulaires avec angles arrondis ; les faces en contact appartenant à deux dents mitoyennes ne sont pas, dans tous les cas, de mêmes dimensions. Toujours unies et polies, elles sont cependant moins brillantes que l'émail et aucune ne découvre l'ivoire sous-jacent. Leur surface est de forme

variable, plate, convexe ou concave, suivant les régions qui se touchent. La surface d'usure atteint souvent et même dépasse 2 millimètres de profondeur.

Il est bien difficile de préciser le degré d'oscillation de chaque dent et de certifier que l'organe le plus mobile s'use davantage.

Cependant le jeu des dents a produit par frottement sur les faces convexes et mitoyennes des molaires et même des autres dents, une usure réciproque qui a modifié les lignes primitives. Certaines dents, en perdant une portion d'émail, ont vu la convexité de leur couronne devenir plate en un ou deux endroits; sur d'autres cela va même jusqu'à la concavité et ainsi est ménagée une loge pour une partie de la dent voisine.

A la mâchoire supérieure l'emboîtement des trois grosses molaires est considérable (fig. 28-1); certaines facettes d'usure atteignent transversalement 8 millimètres. Les faces mitoyennes sont défigurées; les M^2 supérieures, par exemple, prennent l'allure d'un trapézoïde et se transforment en une véritable clé de voûte entre les deux molaires voisines.

Les molaires supérieures ont des faces mésiale et distale plus usées que les correspondantes inférieures. La M^1 supérieure est particulièrement usée.

La M^3 inférieure gauche, pour une seule face touchée, a perdu le septième de son diamètre mésio-distal et sa voisine, la M^2 , usée des deux côtés, mais à un degré moindre, pénètre dans la couronne de la dent dite de sagesse.

La M^1 inférieure gauche, dont l'éruption, d'après les données actuelles, a lieu entre six et sept ans, est très altérée, principalement sur la face mésiale. La PM^2 inférieure pénètre très sensiblement dans la M^1 sans trop s'altérer.

Les canines aussi se logent dans les couronnes des prémolaires.

En haut, comme en bas, ces lésions ont des caractères communs, elles sont d'autant plus intéressantes, qu'elles répondent à une denture d'adulte jeune et à des organes superbes de tissus et de proportions.

Tassement. — En relevant sur chaque dent la quantité d'usure, on arrive, pour chaque mâchoire, au total surprenant de 12 millimètres de perte de substance. Résultat qu'il faudrait certainement augmenter pour atteindre les proportions vraies.

Or, la perte de substance sur la couronne a entraîné un emboîtement des dents, véritable tassement ou migration disto-mésiale. Ce curieux mouvement, d'ailleurs peu connu avant les travaux du D^r SIFFRE, s'est produit ici vers la symphyse, avec une intensité remarquable.

Si les dents avaient glissé en avant sans résorption osseuse du maxillaire, nous devrions trouver en arrière une lacune correspondant au tassement, or, il n'est pas certain que l'espace vide situé derrière la **M**^s soit la lacune recherchée.

Un autre phénomène peut contribuer à expliquer ce tassement. En examinant la position des dents supérieures gauches, celles qui sont restées naturellement dans leurs alvéoles, et dont aucune erreur de reconstitution n'a pu modifier la position exacte, on trouve qu'elles présentent une certaine inclinaison. En effet, grâce à une légère échancrure qui intéresse le bord libre alvéolaire, on voit que le grand axe des dents n'est plus vertical ; la couronne est portée en avant, tandis que les apex des dents sont restés fixés au fond des alvéoles. On peut estimer l'angle de

déviations formées par l'axe de la dent et la verticale à 14° (fig. 32).

Ce curieux phénomène d'inclinaison peut s'observer sur PM^1 et PM^2 supérieures gauches qui ont été plus influencées, mais il est aussi visible sur la M^1 voisine.

L'inclinaison observée retentit sur l'usure de la cou-

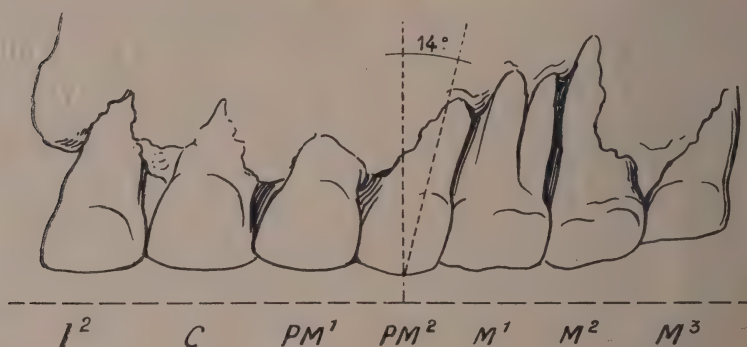


Fig. 32. — Maxillaire supérieure gauche. Homo 5 (La Quina).

L'usure de frottement de la face distale et de la face mésiale a produit un tassement des dents, ou migration antérieure des couronnes. L'apex est resté dans sa position anatomique. — L'axe de la dent déviée forme avec la verticale un angle de 14° .

ronne; elle est inégale, c'est-à-dire que le côté mésial est moins usé que le distal.

En effet dans la poussée d'arrière en avant, la dent fixée à la racine déplace surtout sa couronne et son bord mésial tend à se relever, alors que le bord distal s'abaisse progressivement et s'use davantage par son contact permanent avec le plan résistant qui lui est opposé.

Les observations précédentes permettent de donner une explication au tassement antérieur :

1° La réduction de certaines cloisons alvéolaires que la radiographie nous montre entre la PM^2 et M^1 .

2° L'inclinaison de l'axe de la dent qui porte la couronne en avant.

Ces deux mécanismes sont-ils suffisants pour expliquer

notre lacune de 12 millimètres et ne doit-on pas faire intervenir un mouvement plus général qui intéresserait les maxillaires eux-mêmes ?

Occlusion des dents. — La disparition des tubercules de toutes les couronnes et le tassement des dents ont modifié l'occlusion des arcades. Il n'y a plus d'engrenage.

Les incisives très usées travaillaient *bout à bout* et obéissaient aussi aux mouvements de mastication antérieure.

On peut supposer qu'elles décrivaient certains mouvements analogues à ceux des rongeurs, dont les dents *grignotent* ; ne voyons-nous pas en effet sur les faces antérieures des dents de cet homme fossile des rayures causées par la silice.

La cuspide des canines inférieures devait primitivement pointer dans le diastème situé entre I^2 et C supérieures, car en rétablissant cette position sur les mâchoires on trouve les M^3 en occlusion parfaite et normale. Mais l'usure progressive a transformé les couronnes en table triturante et ces canines défigurées pouvaient glisser sur les tables des PM^1 et I^2 dans les mouvements de mastication antérieure.

Lorsque les condyles du maxillaire inférieur reposent dans les cavités glénoïdes, les molaires supérieures et inférieures d'un même côté sont en contact exact. Au contraire, les prémolaires sont alternées : la PM^1 supérieure répond en bas à l'intervalle des PM^1 et PM^2 inférieures, de même la PM^2 supérieure répond à l'intervalle de PM^2 et M^1 inférieures. Ce qui est normal.

Mastication. — On a soutenu que les Moustériens étaient végétariens !

Mais pour être végétarien, il faut au moins trouver des végétaux et le climat de l'époque moustérienne n'était guère favorable à l'épanouissement d'une flore variée, en dehors de quelques graminées et des lichens.

Les ruminants pouvaient s'en contenter, mais je doute que les plantes nécessaires à l'homme aient été abondantes.

Les hypothèses ne peuvent satisfaire la science et si je songe à réfuter celle du régime végétarien, c'est à l'aide de plusieurs preuves.

Dans le gisement de La Quina j'ai trouvé à profusion des esquilles d'animaux avec des traces de décarnisation et très souvent de désarticulation. Je pense qu'on ne peut expliquer ces traces que par une intention formelle de dégager les muscles adhérents aux surfaces osseuses. Si on cherchait ailleurs que dans l'alimentation l'emploi de la viande ainsi dégagée, ce serait renier l'évidence.

D'autre part, la puissance des muscles élévateurs de la mandibule comparée à celle des muscles diducteurs, prouverait plutôt une mastication carnassière.

Enfin l'état des dents, dont les couronnes sont fortement abrasées, ne prouve nullement que cette usure provient de la trituration végétale et non de la carnée. L'usure précoce est très probablement le résultat de la présence fâcheuse de la silice dans les aliments. Les dents antérieures ne portent-elles pas des rayures significatives !

Je pense donc que la nourriture de l'homme fossile de La Quina était essentiellement carnée et que les végétaux qui tombaient sous ses dents étaient rares et de médiocre qualité.

Au contraire, la faune de l'époque était variée et abondante : le Mammouth, le Renne, le Cheval et les Bœufs étaient chassés, dépecés et certainement mangés.

Tous ces détails nous montrent combien la mastication était compliquée et avec quelle insistance l'être que nous étudions accomplissait cette fonction de nutrition.

TRAUMATISMES ET PATHOLOGIE DENTAIRES

Fractures. — Entre la **I^r** et la **C** supérieures gauches se trouve un diastème que j'ai signalé précédemment, il offrait sur le vivant une brèche où les corps étrangers pouvaient pénétrer ; c'est probablement ce qui s'est produit. On trouve sur la face distale de l'incisive et sur la face mésiale de la canine une fracture limitée au bord libre de l'émail. C'est l'incisive qui a le plus souffert. Au niveau du bord libre des couronnes l'intervalle laissé par le diastème est de 2^{mm},5 et je suppose qu'un corps très dur s'y est engagé pendant la mastication et a produit sur ces dents mitoyennes une double fracture (fig. 27-8).

La hauteur de l'émail au point fracturé était déjà réduite par l'abrasement, et sa résistance était beaucoup moindre.

Rayures. — Le Dr SIFFRE et moi, avons découvert en 1912 sur l'émail de l'incisive et d'une canine supérieure de curieuses lésions (fig. 27-1 et 7). Il s'agit de rayures qui intéressent seulement la face antérieure de ces dents, car sur les faces latérales et buccales, on ne les retrouve pas. Sur la **I^r** supérieure droite, retrouvée depuis mes premières recherches dans le bloc argileux contenant le squelette, ces rayures sont très nombreuses.

Disposées à peu près au centre de la face antérieure de la couronne, les stries se dirigent en diagonale de haut en bas et de dedans en dehors, toutes suivent la même orientation ; elles sont donc parallèles et souvent superposées.

Leur intensité est variable, les plus profondes sont placées sur la région de la face qui avoisine l'angle distal pour la I¹ supérieure droite, et l'angle mésial pour la I² et la C supérieures gauches. Sur chacune de ces dents la région opposée de la face labiale porte des rayures plus fines.

La I² supérieure gauche est moins rayée mais néanmoins est marquée d'une vingtaine de stries.

Sur les canines ces impressions sont plus fines.

Pour distinguer ces petits sillons il est nécessaire d'employer la loupe et un éclairage latéral ; à l'œil nu ils ne sont pas visibles.

On peut expliquer ces rayures par la friction de la dent pendant la mastication sur un corps dur parsemé de silice. L'homme en rongéant un os, peut-être une racine, a très bien pu altérer ainsi l'émail de ses dents antérieures, car je ne retrouve pas ces stries sur les molaires.

Il est probable qu'il existe un parallélisme entre les stries et le mouvement de la tête qui les a provoquées ; on peut faire revivre ce mouvement, il devait être oblique de droite à gauche.

Lésions de cure-dent. — Le D^r SIFFRE¹ le premier a attiré mon attention sur une mutilation dentaire très curieuse. Il existe sur les faces mitoyennes des M¹ et M² inférieures gauches au niveau du collet (fig. 29-7 et 8) une rainure assez notable atteignant presque un millimètre de profondeur, et s'étendant de la face jugale à la face linguale sur une longueur de 5 millimètres environ.

Les gouttières sont lisses, il n'y a aucune trace de tartre, ni de carie du collet.

1. D^r SIFFRE. Note sur une usure spéciale des molaires du squelette de La Quina. *Bull. S. P. F.*, 1911, p. 741.

Le sillon de M^2 est moins profond mais plus long que celui de M^1 .

Du côté droit j'ai retrouvé les mêmes lésions entre M^1 et M^2 inférieures.

A la mâchoire supérieure ces sillons n'existent pas.

L'origine de ces traumatismes, d'après M. SIFFRE, doit être attribuée au passage répété d'un corps étranger entre les dents atteintes, et il est vraisemblable que ce corps est un *cure-dent*.

D'après l'état actuel de la mâchoire on peut supposer que pendant la vie l'espace qui séparait ces molaires était notable et que des parcelles alimentaires plus particulièrement, des tendons, des ligaments et des aponévroses, pouvaient s'y engager, s'y fixer et causer non seulement de la gêne, mais aussi de la douleur. L'intervention du cure-dent fut alors souvent répétée et fit éclater des troubles sur la gencive. La gingivite fut de longue durée; cet être prit l'habitude de libérer constamment les intervalles inter-molaires des particules étrangères qu'ils contenaient.

La profondeur des sillons creusés dans des tissus résistants tels que l'ivoire et en plus faible étendue l'émail, dénote la durée prolongée de l'intervention.

L'usage d'une tige pointue, ronde et résistante, probablement une esquille osseuse, devait être l'instrument employé.

Cette manœuvre a-t-elle entraîné la gingivite, ou cette affection est-elle la cause primitive de l'emploi du cure-dent? Il est difficile de se prononcer. Toutefois la présence du tartre fait penser à la gingivite primitive.

Carie. — Il n'existe sur les dents aucune trace de carie.

Tartre. — Presque toutes les dents portent un dépôt de tartre mais à un degré très variable. Le dépôt des dents de la mâchoire inférieure est très important et plus épais sur les faces buccales.

Les molaires et les prémolaires inférieures particulièrement portent un croissant irrégulier, brunâtre, épais qui masque le collet sur une hauteur de 3 millimètres du côté buccal.

Les **M³** sont moins envahies.

Tous ces croissants de tartre pénètrent très peu dans les intervalles dentaires.

Les molaires et les prémolaires gauches inférieures en portent une couche assez épaisse qui diminue et même disparaît sur les faces distales et mésiales. Les faces jugales possèdent aussi de petits croissants à concavité supérieure; la substance étrangère y est mince, mais elle recouvre le collet et remonte sur l'émail.

Les dents de la mâchoire inférieure sont moins atteintes, les dépôts sont plus irréguliers et les faces buccales en sont indemnes.

Le côté jugal du collet de la **M¹** supérieure droite porte seul une notable couche; ailleurs ce sont des plaques légères, éparses, irrégulières disposées sur la face jugale des couronnes.

Ce tartre a provoqué un certain degré de gingivite, car il dépasse souvent le collet pour envahir une partie de la racine.

Gingivite. — Il n'est pas douteux que cette affection n'ait atteint les mâchoires de notre sujet. Bien que l'état des rebords alvéolaires ne soit pas suffisamment conservé pour décrire le degré de la lésion, nous avons la présence

du tartre qui permet d'affirmer le *déchaussement* des dents. Le collet de la dent était envahi ainsi que l'origine de la racine.

Les alvéoles entr'ouverts étaient le siège d'un début d'infection.

D'autre part les intervalles des grosses molaires où nous avons retrouvé les traces profondes du passage d'un *cure-dent* indiquent certainement que la gencive et le rebord alvéolaire étaient lésés.

Toutefois cette gingivite primitive n'avait pas encore infecté tout l'alvéole. Les dents étaient solidement implantées et les racines que j'ai presque toutes examinées ne portaient aucune trace d'altération qui caractérise la suppuration. L'alvéolite n'avait pas encore gagné la profondeur de la cavité.

A cette pathogénie alvéolaire, il faut ajouter l'influence du tassement que j'ai signalé; certaines dents du fond de la bouche ont subi une migration ou un déplacement provoqué par l'usure des facettes de contact, et les alvéoles ont été atteints par cette sorte de luxation dentaire. La progression de la dent était lente, mais suffisante pour entr'ouvrir une porte aux germes infectieux.

Si cet être humain avait vécu plus longtemps, il est certain que le processus inflammatoire se serait propagé et que l'alvéolite expulsive aurait causé les ravages que nous voyons sur certaines pièces de la même époque.

CONCLUSIONS DU RÔLE DES DENTS

On dirait que l'usure précoce des dents est le résultat d'un emploi mal approprié. Notre sujet est relativement jeune, peut-être vingt-cinq ans, et déjà le tiers de ses couronnes dentaires a disparu.

A ce degré d'usure la dénudation de la chambre pulpaire était proche ; quelques années encore, l'abrasion mettait à découvert la pulpe.

Doit-on faire intervenir la formation d'ivoire secondaire qui pouvait compenser une partie de l'usure et retarder l'ouverture de la chambre ? Ce n'est pas impossible.

Quoi qu'il en soit l'infection de la dent et celle de l'alvéole étaient relativement imminentes.

L'origine de l'usure tient-elle à la nature des aliments ou au mode de mastication ?

Nous connaissons des exemples d'usure profonde sur les dents de ruminants et d'équidés, mais c'est avec l'âge que ces modifications apparaissent, car ces animaux se servent utilement et instinctivement d'un organe qu'ils ont acquis par la phylogénie.

Il n'en est plus de même ici où l'usure est prématurée.

J'admets que la mastication était soignée, même dans tous les sens, verticale, latérale, antéro-postérieure, mais je doute que la viande et peut-être quelques rares substances végétales aient pu produire à elles seules une telle usure. Il faut chercher une autre cause.

Les fines et nombreuses rayures, vues sur l'émail des dents antérieures, traumatismes évidents de grains de silice, dissipent un peu mes incertitudes.

Pourquoi ne pas admettre la pénétration dans la bouche de ces parcelles résistantes pendant l'ingestion de la viande.

L'outillage qui servait au dépeçage des animaux était précaire et les précautions pour éviter les pollutions étaient sommaires ; on peut donc supposer que les particules résistantes entraînées dans la bouche étaient broyées, pulvérisées, par l'émail intact et épais qui existait dans la

jeunesse. Devant ce travail exagéré et anormal les dents ne pouvaient résister longtemps ; et nous voyons toutes les couronnes dentaires transformées en tables horizontales, en véritables meules.

Avant d'atteindre l'âge mûr, les chambres pulpairees étaient ouvertes, infectées et l'alvéolite expulsive faisait son œuvre. D'autre part le tassement et le déchaussement des dents pouvaient contribuer, comme je l'ai indiqué, au processus destructif.

Cet homme se servait mal de ses dents ; il abusait de leur résistance.

CHAPITRE VII

MENSURATIONS CRANIENNES

L'état du crâne ne permet pas de prendre avec certitude toutes les mesures utilisées en anthropologie. J'ai préféré éviter le mot *approximatif* qui ne signifie pas grand'chose, car en voulant pousser trop loin l'interprétation d'une région défectueuse, je me serais exposé, dans plusieurs cas, à employer ce qualificatif.

Ainsi l'angle formé par le plan orbitaire et le plan alvéolo-condylien serait intéressant à relever, mais sur le crâne de La Quina, les orbites sont incomplètes, la région du trou optique est détruite, le maxillaire supérieur n'est pas raccordé aux os de la face et les condyles occipitaux n'ont pas leur position absolue. Tous les repères sont imprécis et je n'ose donner l'angle qui a été le résultat de mes tentatives.

Dans plusieurs cas, j'ai été obligé, à cause de l'état du crâne, de modifier les points de repère et de chercher d'autres méthodes de mensuration.

J'ai exposé le résultat de ces recherches à M. MANOUVRIER désirant les soumettre à l'appréciation de notre maître en anthropologie. Je tiens à remercier ici le successeur de BROCA, dont la haute science et l'inappréciable complaisance

ont été mises si souvent à contribution par tous ceux qui l'ont approché.

M. MANOUVRIER a accepté le principe de l'angle de platycéphalie que j'exposerai plus loin ainsi que les autres mesures proposées pour répondre aux circonstances.

Sur les régions intactes j'ai employé les méthodes classiques qui permettent des rapprochements dans les différents tableaux publiés par les auteurs.

DIAMÈTRES DU CRANE

Diamètre antéro-postérieur	203 ¹
— transversal (maximum)	138
— bi-auriculaire (de Broca).	126
(Pris au-dessus de la crête sus-mastoïdienne.)	
Diamètre { Sur la crête sus-mastoïdienne	122
bi-mastoïdien. { Région moyenne	111
Diamètre hauteur.	122 (?)
— frontal minimum de Broca.	100,3

Cette mesure a été prise sous la crête temporale à cause des tubercules saillants qui pouvaient influencer ce résultat.

Diamètre frontal au contact de la suture pariétale	110
Diamètre frontal (entre les deux mesures précédentes)	105
Diamètre frontal maximum, pris sur les ptérions.	116
— pariétal maximum.	138

Cette mesure répond au diamètre maximum du crâne. Les bosses ne sont pas saillantes dans la région postérieure et supérieure, elles se confondent dans une courbe régulière.

Diamètre bi-astérique (occipital maximum).	109,3
— sous-temporal.	74
— bi-glénoidien. (Mesure prise au centre de la cavité glénoïde).	94
Largeur bi-orbitaire externe.	102
Hauteur de l'orbite	36,5

1. Toutes les mesures sont exprimées en millimètres.

Largeur bi-jugale.	95
— bi-zygomatique (maximum).	126
— du maxillaire supérieur (bord alvéolaire externe).	77,5
Hauteur de la pommette	29,3
Largeur de la région palatine (maximum entre arcades alvéolaires).	40,6
Distance auriculo-orbitaire. (Du bord antérieur du conduit auditif au bord externe de l'orbite.)	80
Base du crâne. Diamètre sous-temporal	74
— Diamètre bi-glénoïdien. (Pris au centre de la cavité glénoïde.)	94
Circonférence horizontale	515
a. Portion antérieure limitée par la suture coronaire	175
b. Portion postérieure.	340

DIAMETRES DU CRANE

Saillie du front. — Les bosses frontales sont chez notre sujet à peine marquées, elles sont difficiles à repérer, j'ai pris comme point intermédiaire (Broca) métopique, la région médiane située un peu au-dessus du sillon qui limite la visière. De ce point, à celui le plus reculé du crâne, la mesure correspond à 183 millimètres.

Le diamètre antéro-postérieur étant de 203, la différence des deux chiffres donne le degré de retrait des bosses frontales par rapport à la glabelle.

Ici nous obtenons — 20.

Les chiffres donnés par TOPINARD¹ sont les suivants :

Parisiens	— 1,12
Parisiennes	+ 0,2
Polynésiens	— 5,23
Chinois	— 2,5

Le chiffre négatif de 20 trouvé à La Quina paraît avoir une valeur considérable si on le compare aux autres, mais il répond à l'aplatissement du crâne, et la méthode de

1. TOPINARD. Anthropologie générale, p. 672.

BROCA, ici encore, nous permet de faire cette intéressante constatation.

Mensuration directe des arcades sourcilières. — Voir page 59.

Courbe médiane antéro-postérieure. — Cette mesure se prend du nasion à l'opisthion. Ici le nasion peut se repérer, mais l'opisthion est incertain.

La détermination de l'ophryon sur les crânes modernes est bien établie au milieu du diamètre frontal inférieur, sur une ligne tangente à la face supérieure des voûtes orbitaires, celle qui sépare la région cérébrale du front de la région cérébrale faciale.

Il n'en est plus de même sur notre fossile où la base du front est confondue dans le profond sillon qui limite le *torus frontalis*. D'autre part la tangente à la face supérieure des voûtes orbitaires détermine un point sur la limite postérieure du bourrelet et je ne suis pas certain d'avoir placé l'ophryon dans sa position concordante.

Néanmoins, la mensuration nasion-bregma corrigera l'erreur possible.

a. Frontale sous-cérébrale (Nasion-Ophryon) . . .	25
b. Frontale cérébrale (Ophryon-Bregma)	95
— — — (Nasion-Bregma)	120
c. Pariétale (Bregma-Lambda)	112
d. Sus-occipitale (Lambda-Inion)	62
e. Sous-occipitale (Inion-Opisthion).	?

La courbe frontale se place au milieu du groupe néanderthalien signalé par M. BOULE, mais la courbe pariétale est la plus faible de la série.

Si on compare ces mesures à celles de quelques crânes

1. Courbes proposées par M. MANOUVRIER dans : *Anatomie de POTRIER*, t. I, p. 508.

normaux de l'époque actuelle, on voit que les mesures néanderthaliennes sont sensiblement plus faibles.

COURBE ANTÉRO-POSTÉRIEURE DU CRANE

	FRONTALE	PARIÉTALE	OCCIPITALE supérieure	OCCIPITALE inférieure
Arabe	132	138	82	42
Nouvelle-Guinée	129	126	50	56
Chinois	128	150	66	45
Nègre	136	144	55	54
Breton (femme)	114	120	75	35
Français (homme)	130	120	65	43
Français (homme)	120	126	60	53
Iles Salomon	123	131	50	61
La Quina (5)	120	112	62	?
Néanderthal	133	119	?	?
Spy (1)	105	118	?	?
Spy (2)	120	114	?	?
La Chapelle	121	121		115

Courbe transverse sus-auriculaire. — Cette mesure est prise d'un point auriculaire à l'autre (centre du trou auditif) en passant par le bregma, elle donne : 305 millimètres.

INDICES

Indice céphalique. — C'est le rapport centésimal du diamètre antéro-postérieur maximum (203), avec le diamètre transversal maximum (138). Il donne 68,2. Comparant cet indice à celui d'autres néanderthaliens nous voyons qu'il est le plus faible.

La Quina (Homo 5)	68,2
Spy 1	70
Néanderthal	73,9
La Chapelle	75
Spy 2	75,2
La Quina (Homo 18, enfant 8 ans)	77

Les crânes dolicocéphales étant compris entre les indices 64 et 74 le nôtre appartient nettement à la série. Il semble que chez l'enfant moustérien, comme chez le nôtre d'ailleurs, l'indice est plus élevé et rentre dans le groupe des mésaticéphales.

Indice de hauteur-longueur. — Du vertex sur la ligne glabello-iniaque (fig. 33) :

$$\frac{BV \times 100}{GI} = \frac{79,5 \times 100}{203} = 39,09$$

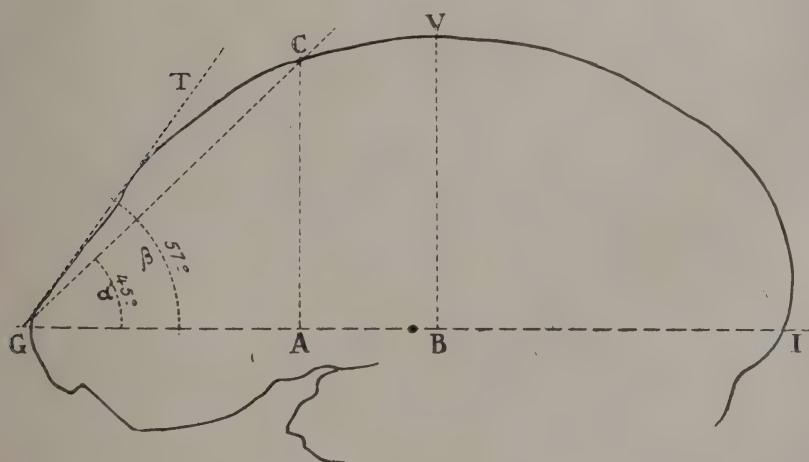


Fig. 33. — *Mensurations et indices du crâne (Homo 5. La Quina).*

G. Glabelle. — I. Inion. — V. Vertex. — C. Bregma. — GT, Tangente au frontal. — α , Angle bregmatique. — β , Angle frontal de Schwalbe.

Comparé aux autres Néanderthaliens nous avons le tableau suivant :

La Quina	39,09
Gibraltar	40
Néanderthal.	40,04
La Chapelle.	40,05
Spy 1.	40,09
Spy 2.	44,03

Cet indice exprime en partie l'aplatissement du crâne.

Indice bregmatique. — Rapport entre la ligne glabelloninaïque et la hauteur du crâne abaissée du bregma sur cette ligne.

La formule donne (fig. 33) :

$$\frac{AC \times 100}{GI} = \frac{75,5 \times 100}{203} = 37,3.$$

Les autres néanderthaliens ont les indices suivants :

Spy 1	34,5
Spy 2	35,2
La Chapelle	36,5
La Quina.	37,3
Néanderthal	38,4

Indice vertical (hauteur-longueur). — La hauteur est prise du basion au bregma. La longueur est celle minima.

En raccordant la région condylienne et l'apophyse basilaire sur la base du crâne, j'ai pu déterminer, à 2 millimètres près, la position du basion et trouver une hauteur de 122 millimètres.

L'indice serait voisin de : 60,09 :

$$\frac{\text{H. basilo-bremagtique} \times 100}{\text{longueur}} = \frac{122 \times 100}{203} = 60,09.$$

Indice vertical (hauteur-largeur) :

$$\frac{\text{H. basilo-bregmatique} \times 100}{\text{largeur}} = \frac{122 \times 100}{138} = 88,44.$$

L'indice paraît élevé, mais il est influencé par la largeur très appréciable du crâne.

Indice mixte. — La moyenne des deux indices précédents donne 74,26.

C'est un chiffre qui s'intercale dans le groupe des Anthropoïdes du tableau établi par M. BOULE. Ce tableau donne

comme écarts 69,8 et 84,6 appartenant à des crânes platycéphales.

ANGLES CRANIENS

Angle bregmatique (ou de Schwalbe). — Formé par l'intersection des lignes glabello-iniaque et glabello-bregmatique (fig. 33) ; c'est l'angle CGI ou α , il mesure ici 45°.

Dans la série néanderthalienne il occupe la place suivante :

Néanderthal	44°
La Quina.	45°
La Chapelle	45°5
Spy 1	46°
Spy 2	47°
Gibraltar.	50° (?)

Cet angle s'abaisse exceptionnellement au-dessous de 55° chez l'homme actuel.

Angle frontal de Schwalbe. — Formé par l'intersection de la ligne glabello-iniaque et de la tangente glabello-frontale (fig. 33).

Il est représenté par TGI ou β , sa valeur est de 57°.

Comparé aux autres néanderthaliens il occupe la place suivante :

La Quina.	57°
Spy 1	57°5
Néanderthal	62°
La Chapelle	63°
Gibraltar.	66°
Spy 2	67°

Cet angle permet d'apprécier le degré de fuite du front ; on voit que le crâne de La Quina est celui dont le front est le plus fuyant.

Angles auriculaires de Broca. — Sur notre crâne on peut facilement relever quelques-uns des angles établis par BROCA. Le point alvéolaire et le point basilaire étant douteux, j'ai préféré ne pas mentionner les résultats obtenus pour les angles où ils participaient : tels l'angle facial et l'angle occipital inférieur (fig. 34).

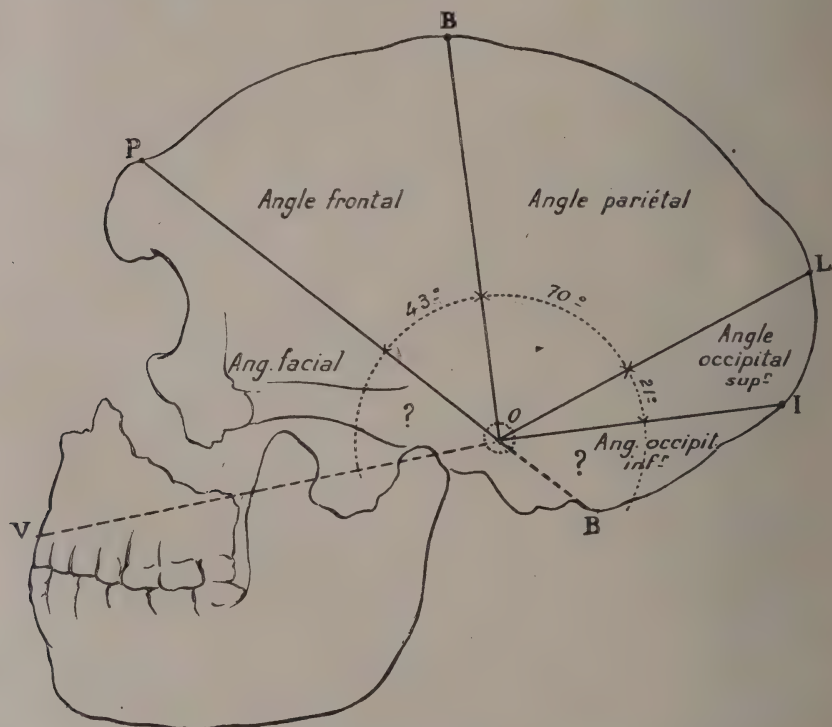


Fig. 34. — *Angles auriculaires de Broca (Homo 5. La Quina).*

Le point alvéolaire V et le basion B, n'ont pu être repérés exactement. L'angle facial et l'angle occipital inférieur ne sont pas mesurés.

Les autres mesures m'ont donné les résultats suivants :

Angle frontal POB (ophryon-orifice auriculaire et bregma)	43°
Angle pariétal BOL (bregma, orifice auriculaire et lambda).	70°
Angle occipital supérieur LOI (lambda, orifice auriculaire et inion).	24°

L'angle frontal d'après M. MANOUVRIER est de $54^{\circ},6$ chez les Parisiens; ici nous le trouvons de 43° . L'écart est considérable et peut être influencé par la position de l'ophryon. J'ai déjà signalé la difficulté de placer ce point de repère. Toutefois cet angle serait encore peu ouvert si on modifiait la position de l'ophryon sur le frontal; il caractériserait néanmoins l'aplatissement spécifique de notre néanderthalien.

L'angle pariétal est sensiblement le même que celui donné par BROCA pour les Parisiens.

Ne pouvant prendre l'angle occipital total, je me suis borné à indiquer l'angle occipital supérieur.

Angle platycéphalique. — J'ai cherché à exprimer la platycéphalie du crâne de La Quina à l'aide de repères qui existaient sur la pièce; étant privé du trou optique je ne pouvais établir le plan orbitaire de BROCA, et j'ai dû m'arrêter à un autre procédé d'évaluation que le sien. En prenant le rebord inférieur de la cavité orbitaire et en menant une ligne horizontale passant par le centre du conduit auditif on obtient une ligne **AB** (fig. 35) qui s'écarte peu du plan horizontal du crâne.

A l'aide d'une ligne **A'B'** parallèle à **AB** on cherche le sommet du crâne; le point tangent répond au vertex, soit **V**.

Sur la ligne **AB** on élève deux perpendiculaires l'une tangente à la glabelle au point **G**, l'autre tangente au point le plus reculé de l'occipital en **I**, voisin de l'inion.

On mène les lignes **GV** et **IV**. L'angle **GVI** embrasse ainsi les points extrêmes du diamètre antéro-postérieur du crâne et son sommet aboutit au point le plus élevé. Il exprime donc l'allongement et l'aplatissement de la boîte crânienne.

La mesure de cet angle donne $112^{\circ},5^1$.

En comparant l'angle de platycéphalie, ainsi observé, trouvé sur le crâne de l'homme fossile de La Quina à quelques autres mesures prises de la même façon sur des

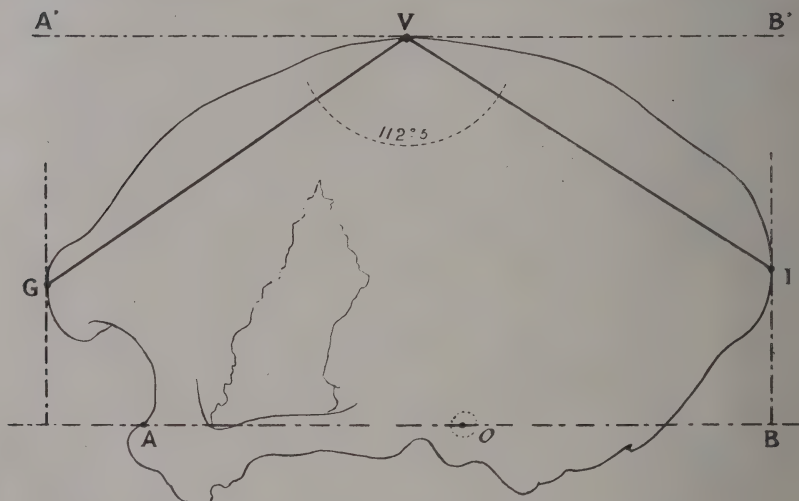


Fig. 35. — Angle platycéphalique (Homo 5. La Quina).

AB. Ligne prolongée unissant le bord inférieur de l'orbite et le centre du conduit auditif O.
A' B'. Ligne parallèle à AB et tangente au vertex V. — G. Glabell. — I. Inion.

graphiques ou des photographies publiés dans différents ouvrages nous établirons le tableau suivant :

Chimpanzé	127°5
La Quina 5	112°5
Pithécanthrope ²	111°5
Néanderthal.	107°5
La Chapelle.	107°
Spy 2.	106°5
La Quina 18 (enfant de 8 ans)	99°
Européens	94°

La méthode employée ici pour établir l'angle platycépha-

1. En outre on pourrait abaisser la perpendiculaire du point V sur AB et introduire cette valeur dans certaines formules d'indices.

2. Cet angle a été pris sur la reconstitution du crâne du Pithécanthrope publiée par M. MANOUVRIER. *Bull. Soc. Anthropol.* Paris, 1895, p. 594, fig. 5.

lique n'est pas absolument classique et paraîtra peut-être défectueuse, mais le résultat est exprimé par des chiffres et il confirme numériquement les graphiques et les superpositions de profils dont on se sert habituellement.

Superpositions des profils. — La figure 36 montre la



Fig. 36. — Superposition des trois crânes.

Pithécanthrope, La Quina H⁵, Arabe moderne. — GI. Ligne glabella-iniaque
O. Point situé à égale distance de G et de I.

superposition de trois crânes : La Quina, le Pithécanthrope et un Arabe moderne. L'orientation des profils a été faite suivant la ligne glabella-iniaque **GI**. Le point **O** a été déterminé en prenant sur chaque dessin la moitié de **GI**. C'est en ce point **O** que les trois profils ont été superposés. Avec la collaboration de mon excellent ami Ed. HUE, déjà en

1912 j'avais établi des croquis isolés, mis à l'échelle, puis superposés.

La détermination du point O est évidemment fictive ; mais ce procédé a l'avantage de donner pour chaque cas le point moyen de la ligne glabello-iniaque. Il n'est

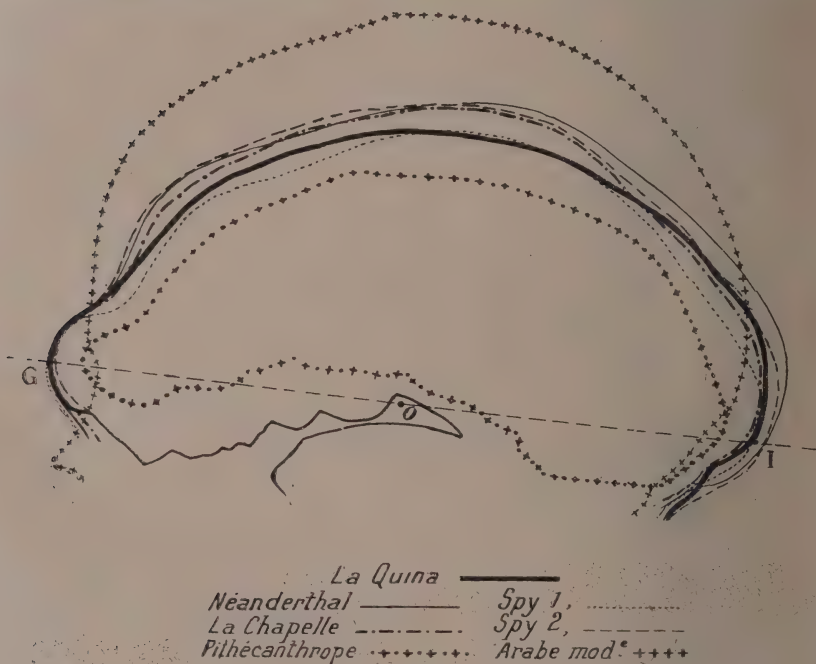


Fig. 37.

Même figure que 36 où les profils des différents crânes néanderthaliens ont été figurés. Les cinq lignes forment un ensemble assez homogène encadré par le pithécantrophe et l'homme moderne.

pas sans intérêt de tenir compte dans ces superpositions de la valeur réciproque du prolongement sourcilier et de l'allongement de l'occipital. Nous voyons ainsi le Pithécantrophe et l'homme de La Quina déborder en G et en I le crâne actuel. Si nous avions mis les trois profils en contact sur le point I nous aurions obtenu une figure confuse.

Au contraire la méthode de superposition sur le point **O** milieu de **GI** donne un résultat frappant.

Sur la figure 36, on voit le parallélisme des courbes du Pithécanthrope et de La Quina, alors que la courbe de l'homme actuel s'en écarte et suit le développement beaucoup plus accentué du front et de la calotte.

Cette même figure montre en même temps l'extension plus considérable sur les crânes fossiles des points glabellaires et iniaques.

Dans les comparaisons des principales courbes néanderthaliennes entre elles, j'ai préféré éviter le point de contact glabellaire en me reportant sur le milieu de **GI** au point **O**. De cette façon les inions et les glabelles occupent une place déterminée par un centre et les courbes ne se superposent plus. Les arcades sourcilières se confondent moins et le parallélisme des lignes est bien accentué.

On voit sur la figure 37 le trait plein qui représente le profil de La Quina ; il est encadré dans les autres crânes fossiles, il se distingue même par son aplatissement et son allongement.

VOLUME DE L'ENCÉPHALE

On apprécie généralement le volume de l'encéphale à l'aide d'une formule où entrent en jeu plusieurs mensurations. Je pense qu'on peut obtenir un résultat plus précis en employant une méthode directe.

BROCA a préconisé le cubage de la boîte cranienne à l'aide de graines, de grains de plomb, etc. La fragilité et les orifices de notre crâne fossile se prêtent peu à cette méthode, et j'ai préféré celle de l'immersion et le calcul de l'eau déplacée par le moulage.

Préalablement j'ai comblé la base du moulage avec du plâtre pour obvier à la large brèche en tenant compte de la topographie anatomique.

Plusieurs couches de vernis à l'alcool ont été déposées à la surface du moulage pour éviter les infiltrations.

Sur le grand verre à expériences qui m'a servi j'ai placé deux graduations opposées nécessaires à une visée horizontale.

Après avoir placé le moulage dans le vase et y avoir mis la quantité d'eau nécessaire pour obtenir l'affleurement, j'ai noté sur les deux échelles opposées le niveau de la nappe d'eau.

Puis j'ai retiré le moulage à l'aide d'un petit anneau métallique fixé sur la région occipitale (au niveau d'une brèche) et je l'ai laissé s'égoutter avec soin dans le récipient.

Il ne reste plus qu'à mesurer le vide qui s'est produit dans le verre et qui répond au volume de l'encéphale. A l'aide d'une éprouvette graduée on verse l'eau nécessaire pour atteindre les repères établis pendant l'immersion du moulage.

Le nombre de centimètres cubes ainsi versés donne le cubage direct.

Pour le crâne de La Quina j'ai obtenu : 1 350 centimètres cubes.

M. BOULE avait obtenu à l'aide d'une formule où entraient les différents diamètres de l'encéphale un volume de 1 367 centimètres cubes.

Ces deux procédés entièrement dissemblables arrivent à un résultat presque identique. Le faible écart de 17 grammes est la preuve de la valeur des deux méthodes.

L'encéphale de La Quina est donc compris, avec celui de

Gibraltar, dans les faibles poids, et le sexe féminin probable n'est pas étranger à l'écart donné par les autres cerveaux néanderthaliens :

La Chapelle	1626
Néanderthal	1408
La Quina	1350
Gibraltar	1296

CHAPITRE VIII

VERTÈBRES

Les fragments de vertèbres peu nombreux que j'ai pu dégager appartiennent à des types de moyenne taille ; on pourrait même dire que les vertèbres sont grêles.

Atlas. — Les masses latérales de la première vertèbre sont inclinées de dehors en dedans d'une façon normale à la face supérieure. La cavité glénoïde est assez spacieuse, à gauche elle est entière et divisée par un fin sillon transversal en deux cavités secondaires ; l'antérieure est circulaire, la postérieure est ellipsoïde. La jonction entre ces deux surfaces est étranglée.

La face articulaire inférieure est plane et spacieuse fortement inclinée de haut en bas et de dehors en dedans.

Il en résulte que la rencontre des faces articulaires supérieure et inférieure se fait sous un angle aigu et forme un rebord tranchant.

Les apophyses transverses sont en partie brisées (fig. 38).

Sur la face interne des masses latérales, le tubercule du ligament transverse de l'articulation atloïdo-odontoïdien est remplacé par une surface rugueuse.

L'arc antérieur est très aplati, le tubercule antérieur est bien dégagé, il est conique, et sa pointe est dirigée en bas.

au lieu d'être inclinée en avant ; cette disposition a déjà été signalée sur d'autres atlas néanderthaliens.

La surface de ce tubercule est rugueuse et donnait insertion sur les côtés à un muscle *long du cou* normal et en avant au ligament atloïdo-axoïdien antérieur.

Sur la face interne de l'arc antérieur la facette articulaire de l'apophyse odontoïde est étendue, très concave, de forme ellipsoïde à grand axe transversal mesurant 12 millimètres. Son bord est mousse et non rugueux.

L'arc postérieur est obliquement aplati, sa face postérieure est bien excavée et pouvait loger l'artère vertébrale et le premier nerf cervical de taille normale.

La région du tubercule postérieur de l'atlas est brisée, ainsi que les apophyses transverses.

Axis. — La description de cette vertèbre sera bien écourtée son état de conservation étant défectueux.

Comme l'atlas cet os est de petites proportions. Les faces articulaires supérieures sont sub-triangulaires ; le sillon qui habituellement les sépare du pied de l'apophyse odontoïde

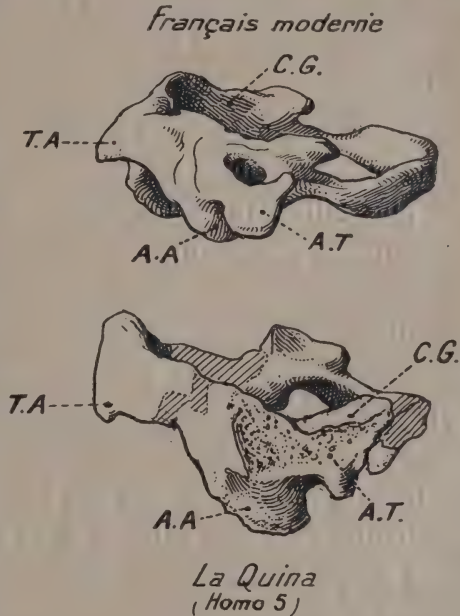


Fig. 38. — Atlas. Français moderne et Homo 5 (La Quina).

C. G. Cavité glénoïde. — A. T. Apophyse transverse. — A. A. Apophyse articulaire inférieure. — T. A. Tubercule antérieur ; chez les Néanderthaliens le tubercule est dirigé en bas.

n'existe pas. Le sommet de l'apophyse est brisé et ses vestiges ne la font pas supposer de forte taille.

L'échancrure du bord inférieur des apophyses articulaires est largement creusée. La lame de l'arc postérieur est assez épaisse proportionnellement à sa hauteur, son inclinaison de haut en bas et de dedans en dehors est normale.

L'apophyse épineuse est détruite.

Le canal transverse n'offre rien de particulier.

Le canal vertébral est cordiforme ; normalement l'orifice est plus faible que celui de l'atlas, mais il me semble ici notamment plus réduit.

Autres vertèbres cervicales. — Les vertèbres cervicales suivantes : 3^e, 4^e, 5^e, 6^e, (la 7^e manque totalement) sont représentées par des fragments inutilisables pour une description d'ensemble.

On peut cependant dire que les corps vertébraux ne sont pas hauts, et plutôt oblongs dans le sens transversal.

Le corps de la 6^e cervicale donne les dimensions suivantes :

Hauteur	41 ^{mm} ,5
Diamètre transversal	22 ^{mm} ,5
Diamètre antéro-postérieur	24 millimètres.

Ces mesures sont assez faibles.

Les facettes de ces vertèbres paraissent peu étendues.

Il n'existe malheureusement aucune apophyse épineuse qui permettrait de retrouver la trace des insertions du ligament cervical postérieur.

Nous avons vu dans l'étude de l'occipital que les insertions supérieures de ce ligament étaient très puissantes.

L'état de conservation et le petit nombre des vertèbres

recueillies ne permettent pas d'envisager la question des courbures de la colonne vertébrale.

Les autres parties du rachis manquent, de même le sacrum et le bassin.

Dans le bloc argilo-sableux qui contenait le squelette, il existait des trainées poussiéreuses brunâtres qui représentaient plusieurs de ces régions.

Les vertèbres retrouvées se distinguent des vertèbres actuelles par des arcs un peu plus grêles; ce caractère coïncide probablement avec le sexe de ce fossile que je suppose féminin.

Les surfaces articulaires sont spacieuses. La cavité glénoïde de l'atlas est divisée en facettes secondaires, cette disposition d'ailleurs peut se rencontrer actuellement. L'atlas diffère du nôtre par son tubercule antérieur dirigé en bas et par sa facette odontoïdienne très spacieuse.

CHAPITRE IX

MEMBRES

Les ossements des membres sont fort mal représentés. Incomplets et peu nombreux ils forment une série insuffisante pour une étude approfondie. Néanmoins quelques régions intactes où les caractères néanderthaliens sont très évidents me permettent de leur consacrer un court chapitre.

Membre supérieur. — Le quart supérieur de l'humérus droit manque. La tête de l'humérus gauche est en mauvais état et le tiers inférieur du corps manque, mais l'épiphyse inférieure existe.

L'olécrâne gauche est le seul fragment cubital retrouvé.

Toutes les autres régions des membres supérieurs manquent, sauf des fragments d'omoplate et la clavicule gauches que je n'ose dégager de la gangue, leur fissuration me paraissant extrême.

Humérus. — Les deux humérus sont tellement dissemblables qu'on les prendrait pour des os appartenant à des individus différents. M. MANOUVRIER et M. ANTHONY à qui j'ai montré ces deux os pensent qu'ils ne peuvent appartenir au même individu, leur taille et leur forme ayant un écart beaucoup trop grand.

Ce serait exactement mon avis, si je n'avais pas trouvé moi-même ces pièces en place sur le squelette.

Comment expliquer qu'un humérus droit, celui qui est disproportionné avec la taille du squelette, ait pu prendre la place d'un humérus normal ? Si j'avais trouvé trois os du bras on pourrait concevoir l'idée d'un mélange ; mais ce n'est pas seulement un mélange c'est une substitution à laquelle il faut penser ici. La présence d'ossements d'animaux étrangers au squelette, tels qu'on en trouve autour de lui, n'explique pas que, par apport alluvial, cette substitution ait été possible.

Si malgré cela on admettait cette dernière thèse, il faudrait envisager la disparition d'un humérus droit normal et l'apport d'un autre humérus disproportionné. Ceci me paraît plus que douteux.

Les couches archéologiques sont vierges, les os sont fossilisés, recouverts par d'énormes éboulements, et aucun remaniement n'est visible.

C'est précisément l'humérus droit qui m'a fait découvrir le squelette ; c'est le premier os qui est tombé entre mes mains. Sa position anatomique était si exacte, qu'elle m'a permis de repérer dans le sable argileux l'emplacement du crâne, sur lequel je suis tombé exactement.

Dans le voisinage immédiat de ce squelette je n'ai trouvé aucun autre fragment humain.

J'ajoute que j'ai extrait moi-même ces deux humérus dans leur position normale entre le crâne et les fémurs, et que l'épiphyse supérieure gauche était en rapport avec la clavicule et l'omoplate du même côté.

Comme nous le verrons, la pathologie peut expliquer cette disproportion.

Les autres humérus néanderthaliens décrits par différents

auteurs offrent aussi un écart de taille, mais à un degré moindre.

Les épiphyses inférieures sur les deux humérus de La Quina sont de mêmes proportions.

En examinant comparativement les deux diaphyses, seulement sur la région moyenne à cause des fractures, à droite la circonférence donne 73 millimètres, et à gauche seulement 62 millimètres. L'écart est énorme (fig. 39).

La diaphyse droite est fracturée au point où finit la gouttière bicipitale, la région qui s'étend au-dessous jusqu'au tiers inférieur est aplatie, le diamètre transversal mesure 26 millimètres tandis que le diamètre antéro-postérieur n'atteint que 19^{mm},3.

Dans le tiers inférieur la diaphyse droite est cylindrique et non prismatique, le V deltoïdien est assez effacé mais très étendu, ses limites ne sont pas nettes, sa surface est accusée par de fines stries longitudinales et des petites saillies cratériformes.

Le trou nourricier se trouve sur la face interne un peu au-dessus de la région moyenne, il est représenté par une entaille angulaire à sommet supérieur dont la surface est percée de plusieurs orifices très petits.

A la hauteur et en dedans du trou nourricier existe une exostose, sorte de gros tubercule bimamelonné, aplati, réniforme, ayant 11 millimètres de hauteur.

Cette formation a un aspect pathologique, ce n'est pas un cal vicieux provenant d'une fracture, mais plutôt le résultat d'un traumatisme sur le périoste. Cette tubérosité anormale était recouverte par le muscle coraco-brachial (fig. 39-1).

Le bord antérieur de la diaphyse droite, dans sa moitié inférieure, est généralement saillant chez l'homme actuel,



Fig. 39. — *Humérus, Homo 5 (La Quina). Face antérieure.*

1. Humérus droit, le quart supérieur manque. La partie supérieure existante de la diaphyse est plus volumineuse que la région correspondante de l'humérus gauche. Elle porte des rugosités et des exostoses pathologiques (longueur réelle de la pièce : 228 millimètres). — 2. Humérus gauche ; les deux cinquièmes inférieurs de la diaphyse manquent. La gouttière bicipitale et le V deltoïdien sont bien accentués. Longueur réelle de la pièce : 185 millimètres. — 3. Epiphyse inférieure gauche. Largeur réelle : 62 millimètres — 4. Olécrâne gauche.

ici il est arrondi et le corps de l'os est cylindrique. La face antéro-interne est chagrinée, alors qu'elle est souvent lisse chez l'Européen, ce qui fait supposer une solide insertion pour le muscle brachial antérieur.

La gouttière de torsion est très visible, non seulement elle est bien excavée, mais sa surface lisse tranche sur les régions limitantes très rugueuses; car en dehors de la gouttière le muscle vaste interne trouvait de solides points d'attache.

Ce qui reste de l'humérus gauche correspond aux trois cinquièmes supérieurs. Cet os comme nous l'avons déjà dit est totalement différent du précédent; il est grêle, d'un type féminin, possédant cependant des crêtes d'insertions musculaires très développées. La coupe de la diaphyse au tiers supérieur est losangique, puis prismatique dans la région moyenne. Cette même région était cylindrique sur l'humérus droit.

Le diamètre maximum transversal est de 21 millimètres, l'antéro-postérieur de 15 millimètres.

La coulisse bicapitale est très accusée pour un os grêle (fig. 39-2), sa partie supérieure manque, mais inférieurement elle s'étend sur une longueur de 32 millimètres, elle est profonde et large et sa lèvre externe s'étale en bas en larges nodosités. Sa lèvre interne porte un sillon longitudinal qui la dédouble, mais cependant moins que chez le gorille. L'une de ces crêtes secondaires, celle qui se trouve contre la coulisse, est large, plate et rugueuse; l'autre du côté interne est plus fine.

La plus forte de ces crêtes répondait à l'insertion du grand dorsal qui devait être très puissant. Son insertion se voit habituellement sur une crête qui traverse obliquement le fond de la gouttière (POIRIER), ici la disposition offre une variante:

En tout cas, cette diaphyse gauche nous montre que sa réduction n'est pas en rapport avec sa puissance musculaire.

Le tendon bicipital, certainement de forte dimension, se logeait dans une profonde et large gouttière. Le grand pectoral, le grand dorsal et le grand rond devaient être des muscles développés. Le V deltoïdien est très accusé, identique à ceux qu'on observe chez des hommes actuels vigoureux. Il n'est pas représenté par une surface triangulaire, rugueuse et légèrement surélevée, mais au contraire il affecte la forme d'une saillie allongée, ou les deux branches du V sont relativement rapprochées, la branche postérieure étant la plus volumineuse et mamelonnée. Les crêtes secondaires qui couvrent la surface du V sont nombreuses.

Ici encore, on est frappé par la disproportion qui existe entre la force du muscle deltoïde et la gracilité de l'humérus gauche.

La gouttière de torsion est bien marquée.

Les bords de la diaphyse surtout l'interne sont appréciables, nous avons vu qu'à gauche l'os était prismatique.

L'épaisseur maximum de la paroi sur les deux os est la même, elle atteint 6 millimètres dans la région moyenne. L'écart des proportions de ces deux diaphyses semble tenir beaucoup plus aux dimensions de la cavité médullaire qui est de 13 millimètres à gauche et de 8 millimètres à droite, en mesurant le plus grand diamètre.

L'épiphyse supérieure est représentée par une portion de sphère insuffisante pour être décrite.

Il n'en est pas de même pour les épiphyses inférieures, celle du côté droit est en très bon état. Son diamètre transversal atteint 63 millimètres, c'est une largeur normale. Le condyle n'est pas très saillant, il répond à une calotte

de sphère très régulière et d'un rayon qui me paraît plus grand que celui observé de nos jours. Le sillon qui le sépare de la trochlée est atténué.

La trochlée est de proportions moyennes, la gorge qui sépare les deux cônes tronqués est peu profonde et la lèvre interne est sensiblement moins saillante. L'axe transversal qui passe par le condyle et la trochlée est presque perpendiculaire à l'axe vertical de l'humérus; il en résulte que vu par la face antérieure le condyle débordé très peu en haut le niveau de la trochlée. Chez l'*Homo sapiens* l'axe horizontal de la trochlée paraît plus relevé en dehors.

La cavité coronoïdienne est comblée par un tissu osseux qui extérieurement apparaît sous forme de colonnes irrégulières et verticales. Il existe cependant deux petites fossettes, l'une plus grande, oblongue, horizontale, au niveau de la gorge de la trochlée, l'autre plus effacée est située à la hauteur du sillon condylo-trochléen.

La cavité olécraniennne est spacieuse, sub-triangulaire, elle mesure 29 millimètres de large sur 22 millimètres de hauteur. Sa profondeur est au moins de 13 millimètres.

L'olécrâne qui s'y logeait était de forte proportion et l'extension du bras pouvait être complète. La cloison qui sépare ici la cavité olécraniennne de la cavité coronoïdienne est épaisse, on y distingue quelques petits trous appartenant à des vaisseaux nourriciers.

L'épicondyle est débordant, mamelonné et il est surmonté d'une crête en forme de bourrelet, qu'on voit aujourd'hui chez les individus bien musclés. Cette crête est limitée en avant par un sillon.

Après un trajet ascendant de 30 millimètres cette crête s'atténue, devient filiforme et se perd sur le bord externe de l'os.

Cette disposition est favorable aux vigoureuses attaches des muscles externes et postérieurs de l'avant-bras, c'est-à-dire ceux qui président à l'extension et à la supination de l'avant-bras.

La face externe de l'épicondyle est anfractueuse, elle porte deux excavations qui donnaient insertion à un solide ligament latéral externe.

L'épitrochlée paraît assez épaisse dans le sens antéro-postérieur. Les muscles de la région antérieure de l'avant-bras y trouvaient des éléments de fixation appropriés à leur force.

De même, le ligament latéral interne, au lieu de trouver une facette pour son insertion, se fixait sur une excavation en croissant.

Le bord interne de la diaphyse se confond avec l'épithroclée, la crête accentuée du côté opposé n'existe pas, il porte un très léger sillon, et sa face antérieure est plus rugueuse que la postérieure.

Les insertions musculaires que nous avons vues précédemment prouvent que du côté épicondylien le tendon commun des muscles extenseurs et supinateurs s'insérait solidement sur une crête, mais il n'est pas possible de dire quel était le muscle le plus développé de la région de l'avant-bras. Il est probable que les muscles radiaux, les extenseurs des doigts et le cubital postérieur étaient vigoureux.

De même, du côté épitrochléen les insertions sont suffisantes pour répondre à une masse musculaire antérieure proportionnelle à la masse postérieure, c'est-à-dire aux fléchisseurs et pronateurs, antagonistes des précédents.

L'épiphyse inférieure de l'humérus gauche est isolée, une

certaine portion de diaphyse manque ; son aspect est semblable à celle du côté droit (fig. 39-3).

Cubitus. — Un seul fragment du cubitus a été retrouvé, c'est l'olécrâne gauche. Sur ce débris je constate seulement que la grande cavité sigmoïde est divisée verticalement par une arête très effacée. Les facettes latérales sont relativement plates et moins reportées en arrière que chez l'homme actuel ; cette disposition correspond bien au relief atténué de la lèvre interne de la trochlée (fig. 39-4).

Le bec de l'olécrâne est peu saillant et les bords qui l'environnent sont adoucis.

La face postérieure qui donnait insertion au triceps est spacieuse, ravinée et son bord postérieur est caractérisé par la présence d'une dizaine de petites crêtes parallèles dirigées d'avant en arrière. C'est évidemment là le signe d'une insertion exagérée pour le triceps brachial. Nous avons vu d'ailleurs sur l'humérus l'empreinte du muscle vaste externe et celle du muscle vaste interne qui dénotaient un organe puissant. L'extension de l'avant-bras sur le bras était normale, et ce qui ne manque pas d'intérêt ici c'est que le muscle triceps peut aussi rapprocher le bras du tronc.

MEMBRES INFÉRIEURS. FÉMURS

Fémur gauche. — La diaphyse est presque entière, les épiphyses manquent. Le fragment est d'une longueur de 270 millimètres. L'extrémité supérieure a cependant conservé une partie du petit trochanter. L'extrémité inférieure est brisée en un point où l'os prend son élargissement supra-condylien.

Le fragment du fémur droit a une longueur de 145 millimètres, il comprend la partie supérieure de la diaphyse, le petit trochanter, et une faible partie du grand trochanter et du col.

Malheureusement ces importants débris ne se prêtent pas à toutes les mensurations, mais tels qu'ils sont et sans aucune tentative de réparation ils méritent une étude détaillée.

La diaphyse gauche est presque entière, elle est uniformément cylindrique dans sa région moyenne et on ne retrouve pas la coupe plus ou moins prismatique fréquente chez l'*Homo sapiens*.

Les mensurations de ses diamètres sont les suivantes :

	DIAMÈTRES antéro- postérieurs.	DIAMÈTRES transversaux.	CIRCONFÉRENCE
Sous le petit trochanter	31	35	100
A 35 mm. du petit trochanter	26	33,5	95
A 53 mm. —	27	31	94
(Trou nourricier).			
A 100 mm. du petit trochanter	28	29,5	92
A 150 mm. —	26	30	90
A 200 mm. —	27	30	92

Le corps est aplati dans la région qui s'étend sous le petit trochanter, région qui correspond à l'écartement des branches externe et interne de bifurcation de la ligne âpre. Cet aplatissement est sensible sur un trajet de 80 millimètres au-dessous du petit trochanter, il semble dû à un élargissement de l'os, car à ce niveau nous trouvons un diamètre transversal de 35 millimètres au lieu de 30 millimètres dans la région moyenne.

Si nous cherchons l'indice des diamètres à 35 millimètres

sous le petit trochanter, point où le fémur offre s maximum d'aplatissement, nous avons la formule :

$$\frac{26 \times 100}{33,5} = 77,6.$$

C'est l'indice de *platymérie* longuement étudié par M. MANOUVRIER¹. Cet indice n'est pas très accentué à La Quina, puisque d'après cet auteur la platymérie commence

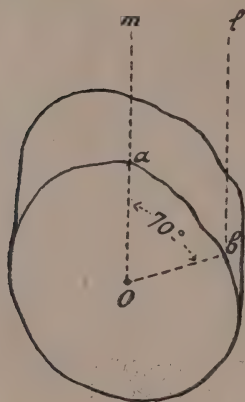


Fig. 40. — Fémur gauche.
Homo 5 (La Quina).

Moulage de la région supérieure, de la diaphyse. La section antérieure du dessin correspond à 43 millimètres au-dessous du petit trochanter. Région de la torsion. Le plan *maO*, passe par la ligne *apre* et le plan *lbo*, passe par la région moyenne de la partie déviée. L'angle de torsion est de 70 degrés.

de 75 à 80 et qu'elle est très forte lorsque l'indice atteint 65. Les fémurs néanderthaliens étudiés par M. BOULE ont donné une valeur moyenne de 80. Spy et La Ferrassie ont donné 74 et 76 (fig 41, 1).

L'aplatissement de la région sous-trochantérienne est accompagné d'une torsion très évidente suivant un sens qui entraîne en dehors la face antérieure et réciproquement en dedans la face postérieure.

Habituellement on mesure cette torsion en cherchant l'angle formé par les lignes qui passent transversalement par l'extrémité supérieure et l'extrémité inférieure, ici nous ne pouvons employer cette méthode, les épiphyses faisant défaut. A l'aide d'un moulage de la région sous-trochantérienne et sur sa coupe j'ai pu mesurer l'angle formé par les deux plans verticaux qui passent, l'un par la face postérieure de l'os, l'autre par le milieu de la face déviée, cet angle mesure 70° (fig. 40).

1. L. MANOUVRIER. La Platymérie. *Congrès international d'anthropologie et d'archéologie préhistorique*, Paris, 1889, p. 363.

Sur la région moyenne de la diaphyse, le fémur est plus cylindrique et le bord postérieur ne fait qu'une légère saillie sur la circonférence. En prenant l'*indice pilastrique* de la région moyenne à 100 millimètres sous le petit trochanter j'ai trouvé : 94,9. Chez les hommes modernes il atteint 120 et chez les Néanderthaliens, M. BOULE a trouvé une moyenne de 99; celui de La Quina est relativement assez faible.

Dans sa partie inférieure, au niveau de la bifurcation de la ligne âpre, le corps est nettement cylindrique, puis il amorce son aplatissement antéro-postérieur condylien qu'on ne peut suivre à cause de la fracture.

L'épaisseur de la paroi du corps fémoral est visible grâce à une fracture du fémur droit à 80 millimètres sous le petit trochanter; la paroi postérieure mesure 9^{mm},5 et la paroi antérieure seulement 8 millimètres, la paroi interne 9 millimètres et la paroi externe 8^{mm},5.

La paroi postérieure est donc la plus épaisse et c'est précisément celle qui accompagne la concavité de la courbure fémorale. La loi de POIRIER¹ se justifie ici quand cet anatomiste formulait que dans les os longs la paroi en rapport avec le côté concave était toujours plus épaisse que celle du côté convexe.

De son côté M. MANOUVRIER signale un tassement du tissu osseux correspondant à la concavité, phénomène dû à la flexion de l'os.

Un des caractères importants de cet os apparaît dans la courbure de la diaphyse; convexe en avant, concave en arrière, son profil arqué lui donne un aspect particulier (fig. 41-1).

1. POIRIER. Anat. humaine, t. I, p. 216.

Pour obtenir une mensuration précise qui puisse concorder avec les résultats obtenus dans les travaux français sur le même sujet, je me suis adressé à mon confrère le D^r P. RIVET. En introduisant dans sa formule les mensurations prises sur le fémur de La Quina, M. RIVET a trouvé un rayon de courbure fémorale correspondant à 65^{cm},4.

Chez l'homme actuel la moyenne est de 110 centimètres.

M. BOULE sur sept fémurs néanderthaliens a trouvé les extrêmes suivants : 55^{cm},3 et 93^{cm},5. D'autre part, MM. ANTHONY et RIVET ont trouvé pour le gorille 70^{cm},8 et pour le chimpanzé 77^{cm},5.

Dans ses calculs sur le fémur de La Quina, M. RIVET a trouvé les valeurs suivantes :

Corde de l'arc fémoral (c)	224 ^{mm} ,5
Flèche de l'arc (f)	9 ^{mm} ,5

En introduisant ces chiffres dans la formule :

$$\frac{c^2 + 4f^2}{8f} \text{ il a obtenu : } 65^{\text{cm}},4$$

L'explication de la courbure fémorale est complexe. Cette courbure est variable chez l'homme actuel mais constante sur tous les fémurs néanderthaliens.

Chez les anthropoïdes elle est nette sur le gorille et nulle sur le gibbon. D'après les travaux de M. MANOUVRIER, qui ont été confirmés par MM. ANTHONY et RIVET, on attribue la courbure à l'action du muscle crural. D'autre part la courbure et la robusticité vont de pair, mais il est difficile ici de préciser la puissance du muscle crural, car ses insertions sur la lèvre externe du pilastre ne sont pas exagérées.

Cette courbure avait sur notre homme fossile un retentissement sur l'attitude de la cuisse et sur la marche, elle semble correspondre à un fléchissement du genou, disposi-

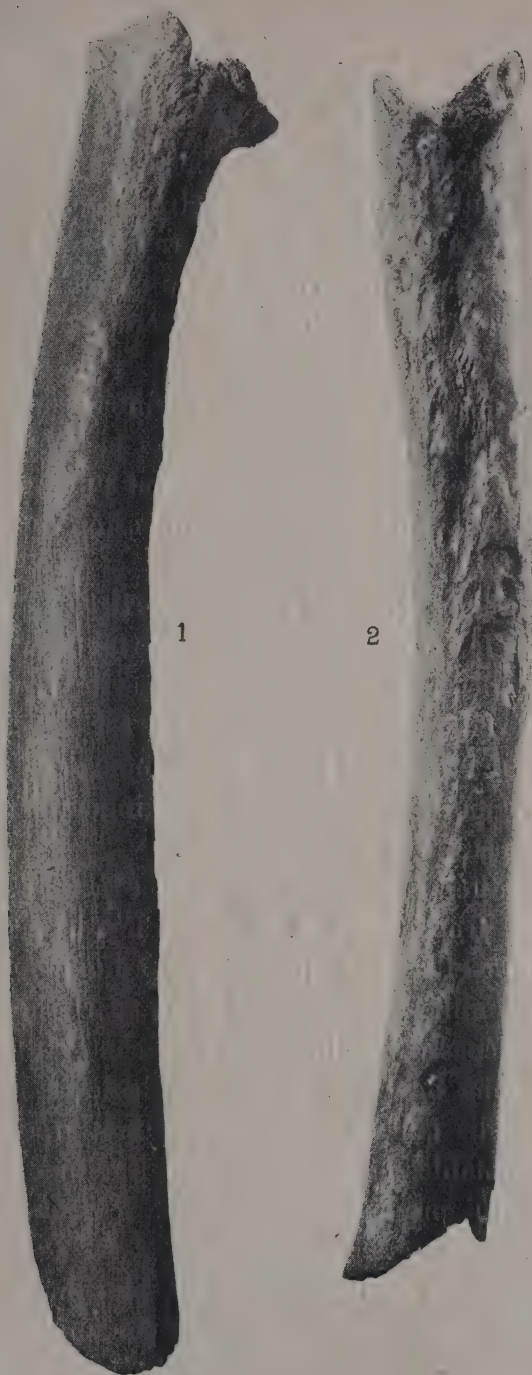


Fig. 41. — *Fémur gauche. Homo 5 (La Quina).*
Longueur réelle du fragment 270 millimètres.

1. Bord externe. La photographie reproduit la courbure à convexité antérieure et la platymérie de la région supérieure de la diaphyse est très nette. — 2. Bord postérieur. Ligne âpre, les lèvres sont peu différenciées, une bande rugueuse et anfractueuse en tient lieu. La diaphyse subit aussi une déviation à concavité externe.

tion que les bons marcheurs n'affectent pas, mais qu'on rencontre habituellement chez les êtres arboricoles.

La courbure à concavité postérieure que nous venons de voir, n'est pas la seule qu'on observe sur ce fémur, car le bord externe de la diaphyse est légèrement concave au milieu.

La ligne âpre est compliquée et diffère du type ordinaire actuel. Aplatie, elle ne constitue pas à proprement parler une crête, elle est remplacée par une bande large, un peu surélevée qui occupe la région postéro-interne de la diaphyse.

En effet la ligne âpre ne suit pas verticalement le bord postérieur ; elle est déviée en dedans, surtout dans sa région moyenne et décrit une courbe à concavité regardant en dehors. Son relief n'est pas accusé ; elle est représentée par une surface relativement large et très mouvementée.

Vers la région moyenne on peut distinguer sur la bande deux lèvres parallèles peu distinctes.

La bifurcation supérieure commence à 90 millimètres sous le petit trochanter ; là les deux lèvres s'écartent et laissent entre elles une longue et profonde excavation mesurant 28 millimètres suivant le grand axe fémoral ; sa profondeur dépasse 3 millimètres vers son extrémité supérieure. Le long de cette excavation la lèvre interne est atténuée, tandis que la lèvre externe est large et garnie d'aspérités notables et de sillons longitudinaux dont un, de plus fortes proportions, contient le trou nourricier (fig. 41, 2).

Au-dessus de la gouttière signalée plus haut, la lèvre externe de la ligne âpre se distingue par quelques mamelons isolés, un peu saillants, qui forment une traînée irrégulière se dirigeant obliquement en dehors et en haut vers

la face postérieure du grand trochanter; c'est la crête du grand fessier. L'accentuation de cette crête n'est pas suffisante pour y distinguer un troisième trochanter. Cette branche externe, dans sa portion terminale, occupe le bord externe de l'os.

La crête interne, ou branche spirale, est formée de trois mamelons aplatis, oblongs, mesurant 12 millimètres de long et 5 millimètres de large; cette sorte de chapelet monte verticalement dans la direction du petit trochanter, puis il oblique en dedans et contourne à distance sa base. Là, il s'accroît par une nodosité plus longue et plus anfractueuse que les autres. Le muscle vaste interne pouvait trouver là de solides points d'attache pour ses insertions supérieures.

Quant à la branche moyenne elle est vague et incertaine, seule une surface triangulaire, rugueuse, à base supérieure, en tient lieu.

La fosse hypotrochantérienne étudiée par HOUZÉ¹ et vue par FRAIPONT et LOHEST sur les fémurs de Spy, n'existe pas ici, car la région supéro-postéro-externe est uniformément garnie de mamelons qui constituent la branche externe de la ligne âpre.

Cette fosse considérée par HOUZÉ comme un caractère constant des fémurs de l'âge du Renne en Belgique n'existe pas ici.

Le fémur droit. — Le fragment du fémur droit appartient à la région supérieure, il mesure 145 millimètres. La tête manque; du grand trochanter il ne reste que la facette d'insertion du petit fessier. Le petit trochanter de taille.

1. HOUZÉ. La fosse hypotrochantérienne. *Bull. Soc. Anthropol.* Bruxelles, t. II, 1883, p. 35.

assez forte est fracturé à sa partie supérieure ce qui ne permet pas de le juger complètement (fig. 42).

Les caractères de cet os sont sensiblement les mêmes que ceux du côté gauche. La platymérie est à peu près la même.

La branche externe de la ligne âpre est très marquée, les mamelons décrits du côté opposé sont réunis ici en une surface oblongue de 35 millimètres. Cette région est saillante mais pas assez différenciée pour y voir un troisième trochanter.

La branche interne est bien marquée et la gouttière qui la sépare du petit trochanter est accusée.

La branche moyenne manque également.

La ligne âpre, à cause de la fracture, se distingue seulement sur 30 millimètres, elle n'apparaît pas comme une crête, c'est une bande de 10 millimètres de large, peu saillante et rugueuse.

Musculature. — Ces deux débris fémoraux permettent de faire quelques remarques sur les insertions et la valeur des muscles.

La disposition n'est pas rigoureusement semblable des deux côtés, mais pareil fait s'observe actuellement.

L'adduction de la cuisse était assurée d'abord par un muscle pectiné difficile à repérer, car sa crête d'insertion n'existe pas et les rugosités qui en tiennent lieu sont éparses, puis par le groupe des trois adducteurs; celui-ci trouvait dans l'interstice des deux lèvres de la ligne âpre et dans la gouttière que j'ai signalée, puis sur la lèvre externe, tout un système compliqué et anfractueux qui dénote des attaches appréciables, mais d'une puissance moindre que celle des sujets vigoureux actuels.

L'extension de la jambe sur la cuisse et la flexion de la

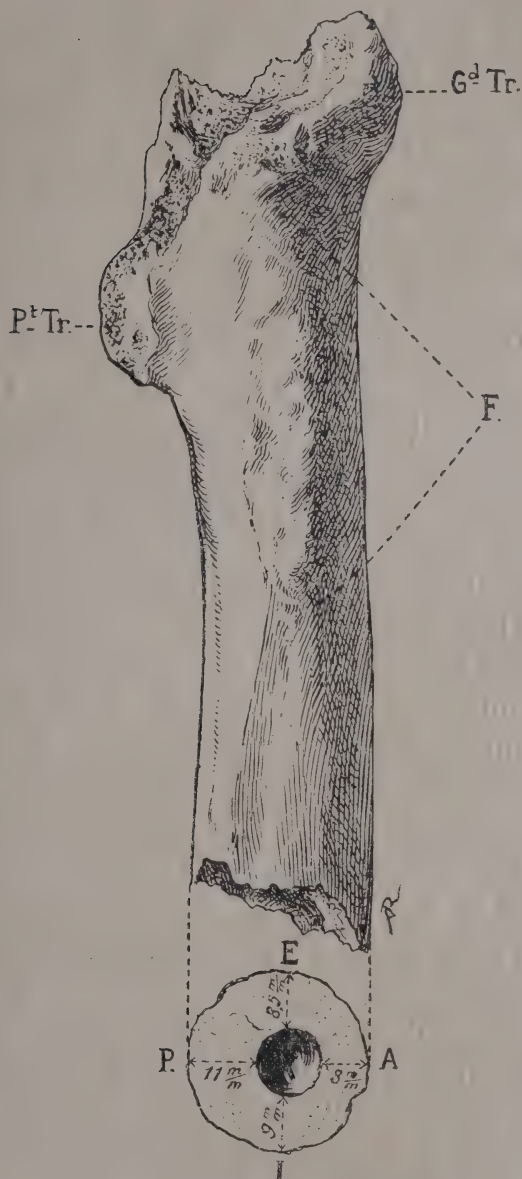


Fig. 42. — *Fémur droit. Extrémité supérieure. Homo 5 (La Quina).*

Gd. Tr. Grand trochanter. — Pt. Tr. Petit trochanter. — F. Branché externe de la ligne âpre, avec les insertions du grand fessier. — Coupe du fémur, au niveau de la fracture. — P. Paroi postérieure mesurant 17 millimètres d'épaisseur. — A. Paroi antérieure, la plus petite, mesure seulement 8 millimètres. — E, I, Bords externe et interne.

cuisse sur le bassin par le quadriceps fémoral nous apparaissent comme des fonctions normales ; toutefois les insertions du muscle crural ne sont pas nettes, tandis que celles des deux muscles vastes, surtout l'externe, sont normales.

La station verticale était assurée par un grand fessier dont les insertions inférieures, sans être exagérées, sont plus étendues que sur certains fémurs féminins actuels. Bien que le troisième trochanter et la fosse sous-trochantérienne manquent, ce qui n'est d'ailleurs pas un signe de faiblesse musculaire.

L'action du muscle psoas-iliaque assez compliquée était au moins normale chez notre fossile, car la face postérieure du petit trochanter, dont la moitié seule existe sur le fragment fémoral droit, est vaste. Dès lors, la flexion de la cuisse sur le bassin, la rotation en dehors de la cuisse et la flexion du bassin, suivant les points fixes choisis pendant la contraction du muscle, étaient des mouvements parfaitement réalisables et nullement atténués.

Résumé. — Sans pouvoir déterminer exactement la longueur de ces fémurs ils donnent l'impression d'os courts et robustes. M. MANOUVRIER, à qui je les ai montrés, est de cet avis et pense qu'ils sont féminins.

Leur forte courbure influait sur le profil de la cuisse, qui était certainement arquée. L'autre courbure plus légère, celle qui excave la face externe de la diaphyse n'était probablement pas apparente, car le muscle vaste externe la masquait.

La rotation du quart supérieur de l'os fait supposer que la cuisse était un peu tournée en dehors.

La ligne âpre très modifiée est représentée par une

bande rugueuse et anfractueuse, sa bifurcation moyenne manque et l'externe ne se transforme pas en troisième trochanter. La fosse sous-trochantérienne n'existe pas.

Les points d'insertions musculaires ne correspondent pas à un système exagéré.

Si ce fémur, d'après les conclusions de M. MANOUVRIER, sur les hommes actuels, a acquis sa courbure par l'action du muscle crural, il échappe à une autre constatation faite par MM. ANTHONY et RIVET² sur les modernes, où la courbure augmente d'une façon très nette parallèlement à la saillie pilastrique.

Ici, comme chez le gorille, la courbure est accentuée et la saillie pilastrique est atténuée dans les deux tiers inférieurs, mais son effacement est moindre que chez cet anthropoïde.

Court, robuste, courbé, en rotation, le pilastre atténué, tels sont les grands caractères réunis sur ce fémur fossile et qui le différencient des fémurs humains actuels. Si une certaine analogie existe avec le fémur du gorille, il ne lui est cependant pas superposable.

Notre homme fossile n'était peut-être pas excellent marcheur, mais il se tenait dans la station verticale; la courbure de son fémur se retrouve chez les êtres arboricoles et même chez l'homme actuel ce caractère n'est pas exceptionnel:

Comme tous les autres os de ce fossile le fémur est bien celui d'un *Primate* qui a suivi la lignée néanderthalienn.

1. M. MANOUVRIER. La platymérie. *Congrès international d'anthrop. et d'archéol. préhist.* Paris, 1889, p. 366.

2. R. ANTHONY et P. RIVET. Contrib. à l'étude descript. et morphogénique de la courbure fémorale. *Ann. Sc. nat. Zool.*, IX^e série, t. VI, 1896, p. 253.

CHAPITRE X

ASPECT DU TYPE NÉANDERTHALIEN DE LA QUINA. SON AGE. SON SEXE.

En 1913, avec l'aide de mon excellent ami Ch. BOUSQUET j'ai tenté une reconstitution du type néanderthalien. La maquette n'était pas le résultat d'impressions vagues, mais celui d'une technique rationnelle¹.

Prenant le moulage du crâne comme charpente anatomique et y ajoutant les muscles en tenant compte de leurs insertions et de leur valeur probable, nous avons obtenu un relief plus ou moins exact.

Cette tentative n'est sans doute pas plus heureuse que toutes celles publiées jusqu'à ce jour.

Les anthropologistes avec leur propre interprétation imagineront les traits de notre ancêtre. J'ai pensé qu'il était préférable d'éviter cette fantaisie qui viendrait clore plusieurs chapitres d'anatomie pure.

On peut trouver dans quelques ouvrages des reconstitutions plus ou moins justifiées, mais aussi on y voit de véritables caricatures.

Ni les yeux, ni le nez, ni les oreilles, ni les lèvres ne peuvent se reconstituer avec certitude, et ces organes précisément nous donnent l'expression du visage.

1. Dr Henri MARTIN. Reconstitution du type néanderthalien. *Bull. Société pré-historique française*. Séance du 27 février 1913, p. 86.

Si nous trouvions des moules humains, comme ceux de Pompéi, nous pourrions risquer une œuvre valable, mais nos documents moustériens sont encore trop pauvres pour une pareille tentative.

La forme de la tête nous est cependant connue : allongée, barrée en avant par de fortes arcades sourcilières, la face proéminente, la nuque relevée, le cou puissant, tels sont les caractères soulignés par ce squelette.

On peut ajouter que la taille n'était pas élevée et que les cuisses étaient arquées.

Certains indices me font penser que ce squelette appartient à un être du sexe féminin.

En effet les parois du crâne sont minces, le cerveau est un des plus petits de la série néanderthaliennne. Parmi les os, certains ont une faiblesse relative ; ainsi les arcs vertébraux sont grêles, l'humérus gauche est petit et les fémurs rentrent plutôt dans le groupe féminin.

En général toutes les parties squelettiques que je possède sont plus faibles que celles de Spy, de Néanderthal et de La Chapelle. Ces caractères sont en faveur d'une détermination féminine. Mais à côté de ces atténuations on se trouve en revanche en présence d'une mâchoire dont la force est inconnue de nos jours, sa puissance étant considérable.

Nous savons aussi que la musculature générale était très vigoureuse et ce ne sont pas là des caractères très féminins.

Les ossements nous font présumer un âge approximatif ; l'adolescence était dépassée à cause de la présence de la troisième molaire et de son usure, et la vieillesse n'était pas atteinte.

L'usure générale et précoce des dents ne peut, dans cette race, nous fournir une donnée ni une comparaison avec l'usure constatée chez les hommes actuels.

Toutes les sutures du crâne sont ouvertes, aucune synostose précoce ne peut nous fixer. Du côté de l'obélion, sur la suture sagittale, l'ossification n'existe pas, même à la table interne, ce point est pourtant le premier qui s'ossifie.

D'autre part, on sait qu'actuellement chez les races inférieures l'oblitération des sutures se fait à l'inverse de celle des races élevées ; cette particularité pourrait alors nous montrer un début de synostose sur la suture lambdoïde. or, pas plus là que sur la suture coronale l'oblitération n'est ébauchée.

D'après P. POIRIER, on sait que dans les races inférieures l'oblitération des sutures est plus tardive ; vingt-cinq à vingt-huit ans.

Cet auteur pense qu'il est illusoire de chercher à déterminer l'âge d'après l'état des sutures craniennes. En effet les variétés individuelles et les écarts dans les races sont trop évidents pour donner des précisions, d'autant plus que notre fossile est un sujet ultra-inférieur, ce qui complique encore la question.

En se basant sur les indications précédentes on peut supposer que cet être humain n'avait pas atteint trente ans.

CHAPITRE XI

LISTE DES PIÈCES OSSEUSES HUMAINES TROUVÉES A LA QUINA DE 1908 A 1921

H¹ et H^{1'}, 1908. *Deux astragales*. — Le droit et le gauche.

Trouvés à peu de distance l'un de l'autre. De mêmes proportions, ces deux pièces appartiennent vraisemblablement au même individu.

Couche C³.

Communication à la *Société préhistorique française*, 28 juillet 1910.

H², 1908. *Fragment d'occipital*, avec la moitié droite du torus occipitalis.

Couche B².

H³, 1910. *Vertèbre* voisine de la 9^e dorsale.

Couche C².

H⁴ et H^{4'}, 1911. *Deux dents*.

M³ inférieure gauche. M² inférieure droite. Trouvées à 1 mètre environ l'une de l'autre. La première en présence de M. HARLÉ.

Couche C².

H⁵, 1911. *Squelette humain*. — Crâne. Vertèbres cervicales. Humérus. Fémurs.

Découvert en présence de M. Henri MAROT.

Couche B³.

Communications : *Académie des Sciences*, 16 octobre 1911.

S. P. F., 26 octobre 1911 et 27 juin 1912.

- H⁶**, 1912. *Fragment de pariétal.*
 Trouvé avec la collaboration de mon fils Bernard.
 Couche **B²**.
- H⁷**, 1912. *Fragment de frontal droit.*
 Avec une notable portion de l'arcade sourcilière.
 Couche **C²**.
- H⁸**, 1912. *Fragment de frontal gauche.*
 Avec une portion de l'arcade sourcilière.
 Couche **C²**.
- H⁹**, 1912. *Maxillaire inférieur.* — Branche gauche avec cinq molaires.
 Menton moins fuyant. Dent en très bon état.
 Couche **C²**.
 Communication : S. P. F., 28 novembre 1912.
- H¹⁰**, 1913. *Temporal gauche.*
 Très robuste. Trouvé à 1 mètre en amont du squelette **H⁵**.
 Couche **B³**.
- H¹¹**, 1913. *Occipital.* — Fragment de la région gauche.
 Torus occipitalis développé.
 Couche **M²**.
- H¹²**, 1913. *Frontal* — Fragment de la portion gauche. Voûte orbitaire. Arcade sourcilière fracturée. Sinus visible.
 Couche **M²**.
- H¹³**, 1913. *Pariétal gauche.* — Fragment appartenant à la région postéro-inférieure.
 Couche **M²**.
- H¹⁴**, 1908. *Pariétal gauche.* — Région postéro-inférieure d'un jeune sujet.
 Couche **H¹**. Sous l'éboulement correspondant au moustérien final.

H¹⁵, 1913. *Pariétal droit*. — Région postérieure appartenant à un jeune sujet.

Couche B².

H¹⁶, 1913. *Temporal gauche*. — Fragment médian au-dessus du trou auditif.

Couche C².

H¹⁷, 1913. *Canine inférieure gauche*.

Trouvée au-dessus du bloc témoin prélevé pour le Musée de Saint-Germain. En présence de M. Henri HUBERT.

Couche C¹.

H¹⁸, 1915. *Crâne d'enfant*, âgé de huit ans. Découvert le 23 août, pendant la guerre, par ma femme et mon fils Bernard.

Le maxillaire inférieur manque.

Couche C².

Communications : *Société d'Anthropologie de Paris*, 18 mars 1920, et *Institut français d'Anthropologie*, 16 mars 1921.

H¹⁹, 1920. *Rotule gauche*. — Trouvée en collaboration avec mon gendre André DESAUBLIAUX.

Couche B³.

Communication : A. F. A. S. *Congrès de Rouen*, 1921.

H²⁰, 20', 20'', 20''', 1921. *Dents*.

M² supérieure gauche.

M³ supérieure gauche.

PM supérieure droite.

C racine.

Ces quatre dents ont été trouvées en connexion.

Couche C².

CONCLUSIONS

Les ossements que nous avons étudiés dans ce travail permettent de reconnaître qu'ils appartiennent à un homme fossile des plus caractéristiques de la race de Néanderthal.

Cet être compte dans le genre *Homo*, mais on pourrait lui réserver dans la classification une place dans un sous-genre. Entre lui et les hommes actuels l'écart est suffisant pour justifier cette distinction.

De taille moyenne, trapu, un peu voûté, les cuisses arquées, la tête allongée et portée en avant, la face proéminente, les yeux grands rehaussés d'énormes arcades sourcilières, les mâchoires larges, les pommettes effacées, tels étaient les grands traits qui le caractérisaient.

Ce n'était pas un anthropoïde, c'était à peine un homme.

Son allure privée d'élégance, ses traits dépourvus de finesse, le distinguaient au plus haut point de l'homme actuel même le plus dégradé.

A l'aide des pièces de son squelette, souvent fragmentées et incomplètes, nous avons néanmoins reconnu la forme et le volume des muscles qui s'y inséraient et nous avons pu aussi évaluer la puissance d'un organe qui est partout en contact avec les os ou inclus dans leurs loges. C'est ainsi que le cerveau nous apparaît moins développé dans sa partie

antérieure ou noble, celle qui répond aux centres de l'intelligence.

Nous savons aussi que la parole était possible, puisque les muscles moteurs de la langue n'étaient pas atrophiés, mais cela ne prouve pas un langage compliqué.

La physionomie était sans doute plus expressive que la parole, car les muscles du cuir chevelu attestent des mouvements étendus du front où l'attention, la terreur et la féroacité pouvaient se succéder.

Les mâchoires étaient extrêmement puissantes et les dents beaucoup plus fortes que les nôtres.

Les muscles de la nuque et des épaules indiquent une vigueur exagérée de ces régions rendant possibles les escalades dans les rochers ou dans les arbres, d'autant plus que le gros orteil était opposable.

Dans la marche l'attitude était probablement penchée en avant, les genoux un peu fléchis, mais certainement les cuisses étaient arquées.

Si son raisonnement, sa pensée étaient très limités, je ne crois pas qu'on puisse le considérer comme une brute et penser qu'en dehors des instincts vitaux, il était tout à fait dépourvu de sentiments plus élevés. Son cerveau antérieur est effectivement plus développé que celui des anthropoïdes.

Adroit et ingénieux il confectionnait un bel outillage, mais il ne connaissait pas les joies et les distractions de l'art, ou du moins nous n'avons dans ce qu'il a laissé aucune trace d'art proprement dit.

Tous les caractères que nous avons vus sur les vestiges osseux, caractères qu'on classe généralement sous l'étiquette d'infériorité, peuvent se trouver encore disséminés sur quelques individus appartenant aux différentes races

actuellement vivantes. Mais nous ne voyons pas aujourd'hui la réunion de tous ces caractères sur un même individu, celui qui aurait conservé toutes les marques ancestrales.

L'espèce moustérienne est bien différenciée par ses caractères constants, superposables, qu'on retrouve successivement dans chaque découverte authentique. L'antiquité de cette race est d'autant plus frappante que chez l'enfant de huit ans découvert en 1915 à La Quina, les caractères néanderthaliens sont très marqués, ce qui prouve que la race était fixée depuis une longue période.

*
..

Nous ne savons rien sur l'apparition de cet homme, pas plus que sur sa disparition.

L'homme chelléen qui a précédé notre sujet n'est pas connu, il est impossible d'après la mâchoire de Mauer de reconstituer un être tout entier et d'y voir l'ascendant direct de l'homme moustérien.

On invoque souvent les invasions de races étrangères pour expliquer l'apparition d'un peuple dans une région ; c'est un moyen très commode qui ne débrouille pas la question et ne fait que prouver notre ignorance. Nous devons aussi songer à l'évolution sur place!

L'époque moustérienne a coïncidé avec un refroidissement considérable et les conditions d'existence ont été changées. L'homme chelléen précurseur de celui qui nous occupe vivait à une époque chaude ; quoique nous ignorions son genre de vie et sa constitution, nous pouvons cependant y soupçonner quelques différences. Est-ce cet homme qui s'est transformé lentement pendant la période de transition,

dont nous ne pouvons estimer la durée, et qui est devenu le troglodyte acclimaté au froid?

On pense que tout au début du moustérien le climat n'était pas rigoureux, on a signalé une faune chaude en Dordogne et ailleurs. Si de semblables observations se confirmaient, il serait fort intéressant d'y retrouver un squelette humain et le problème de la transition ferait un grand pas.

J'avoue que dans les couches les plus inférieures de La Quina, j'ai toujours rencontré une industrie incontestablement plus primitive, mais elle était associée au renne, et jusqu'à présent je n'y ai pas trouvé d'ossements humains.

En Charente, le facies local ne répond peut-être pas, malgré ses quatre niveaux, exactement aux horizons de la Dordogne. En tout cas ils diffèrent sensiblement du facies de Menton. Le Moustérien n'est pas le même sur le bord de la Méditerranée et dans le Sud-Ouest de la France.

Toutefois à La Quina il existe sur place un véritable progrès dans la technique, les couches finales donnent un outillage habilement exécuté; je serais tenté de croire que les aurignaciens ont connu l'apogée de l'industrie moustérienne et s'en sont inspirés.

L'atténuation des caractères néanderthaliens de l'homme qui vivait à la fin du moustérien est à peine indiquée; une mâchoire inférieure très robuste avec un menton un peu moins fuyant, puis un fragment de frontal avec une arcade sourcilière un peu moins saillante, sont actuellement les documents bien modestes qui feraient entrevoir une modification sur place de la race.

Je n'ai pu suivre dans l'aurignacien cette légère modification, car l'homme néanderthalien disparaît brusquement.

Dans cette vallée charentaise, à la fin du moustérien des

éboulements considérables ont bouleversé les cantonnements, les corniches de la falaise se sont effondrées et les conditions d'habitat ont été modifiées.

Après quelques timides réoccupations sur les blocs éboulés devant la station, les hommes aux fortes arcades sourcilières ont disparu de la contrée.

*
* *

Le climat froid de l'époque exigeait des abris et c'est dans les trous d'une falaise escarpée que l'homme cherchait des refuges.

Peut-être complétait-il son gîte par des branchages ou bâtissait-il des huttes ; mais souvent il a utilisé de très petites grottes, où il se tenait accroupi, véritables niches où il a laissé des traces nombreuses de son passage.

Devant lui coulait une large rivière qui baignait le pied de la falaise, cette grande nappe d'eau est devenue aujourd'hui le ruisseau du Voultron.

La station regarde le nord-ouest, cette exposition n'est pas favorable à l'accès des rayons solaires, et on peut se demander la raison qui a fait choisir cet emplacement si ce n'est la présence des abris naturels.

Plus tard, on prouvera peut-être que l'inclinaison de la terre n'était pas la même à cette époque, et que la précession des équinoxes donnait jadis une exposition différente.

C'est une question que je n'ose aborder !

*
* *

Cet homme fossile se servait déjà d'un outillage assez compliqué, qui répondait à ses besoins multiples ; son acti-

tivité se retrouve dans son industrie et dans la multiplicité de ses instruments. Ceux qui étaient extraits des roches et en particulier du silex nous ont laissé des spécimens abondants. Dans les couches du terrain crétacé les rognons siliceux étaient recherchés, puis débités en tranches à l'aide de lourds percuteurs en quartz.

Chaque tranche était transformée en lame, en racloir, en grattoir ou en pointe, après de successives percussions qui avivaient habilement les contours de la pièce. Ces outils étaient fragiles et les tranchants s'émoussaient rapidement aux premiers usages, mais de nouveau ils étaient retaillés par une manœuvre spéciale. L'homme prenait alors des esquilles osseuses transformées en compresseurs, ces pièces sont d'une abondance extrême dans la station de La Quina et jusqu'en 1903 époque à laquelle je les ai signalées elles étaient méconnues dans le quaternaire moyen.

Indépendamment des outils, les armes n'étaient pas négligées ; la hache renforcée par un silex taillé aux deux faces, les pointes effilées à la base amincies certainement emmanchées devenaient des armes redoutables. Certaines pierres arrondies intentionnellement par la taille, parfois transformées en sphères parfaites devenaient des pierres de fronde ou de bolas.

Cet armement bien que sommaire suffisait cependant à capturer les animaux et à les abattre.

Sans doute une foule d'ustensiles en bois nous échappent, le temps ayant détruit cette matière, mais nous retrouvons dans les billots façonnés avec des phalanges de chevaux ou des humérus de bœufs, des appuis osseux qui sont estampillés par l'utilisation. Calés sur la terre, ces billots recevaient le tranchant du silex qui taillait les pointes ligneuses.

Ainsi armé il se livrait à la chasse et faisait face à sa

défense. Je n'ose dire qu'il attaquait son semblable, nous n'en avons aucune preuve.

Ses armes étaient surtout dirigées contre la proie qui pouvait le nourrir ou contre les fauves qui l'attaquaient. Un grand félin et l'ours des cavernes étaient ses principaux ennemis.

*
* *

Le cheval, le renne et deux espèces de bœufs, dont un de taille formidable, étaient particulièrement recherchés, les débris de ces animaux se retrouvent en abondance dans le gisement. Le mammouth, d'une prise plus difficile, s'y rencontre moins souvent.

Tuées puis dépecées ces bêtes fournissaient la viande pour l'alimentation et leurs peaux étaient destinées aux vêtements.

Les captures étaient faites à proximité du gisement, car j'ai retrouvé toutes les parties du squelette, même des vertèbres caudales, ce qui écarte la possibilité d'un transport lointain par quartiers de l'animal, car alors les bas morceaux sont toujours abandonnés sur le lieu de chasse.

On conçoit que le transport d'un *bos primigenius* qui pesait deux tonnes aurait exigé un effort au-dessus des moyens de l'époque pour franchir de grandes distances et que l'animal était tué à proximité du cantonnement.

Il n'est pas douteux que l'homme chassait avec ses lances, car j'ai retrouvé une pointe de silex incluse dans une phalange de bœuf et ce corps étranger a déterminé une nécrose osseuse qui correspond à une plaie suppurée.

La domestication des animaux, ou leur surveillance efficace, ne sont pas des questions faciles à résoudre. J'ai cependant trouvé plusieurs dents de chevaux qui portaient

des lésions semblables à celles qu'on observe sur les bêtes qui se livrent au *tic*.

Or cette manie ne s'observe que sur des chevaux attachés. Le professeur BARRIER, d'Alfort, qui a examiné ces dents quaternaires les trouve identiques à celles des chevaux tiqueurs modernes.

D'autre part M. Ed. HUE qui a récemment examiné d'innombrables chevaux demi-sauvages en Amérique, n'a jamais constaté sur eux de semblables lésions.

La domestication du cheval à l'époque moustérienne est une question *troublante*, si non une *utopie* pour certains savants préhistoriens, mais je n'ai ni l'intention de la trancher, ni celle de dissimuler les pièces que les moustériens m'ont livrées.

Peut-être ces échancrures sur l'émail des incisives seront-elles attribuées aux fractures produites par des corps étrangers pendant la mastication, mais cet argument n'écarterait pas la possibilité de la domestication simultanée.

La chasse des animaux devait aboutir à un rabat dans la direction de la station ; lorsqu'ils étaient tués, ils étaient dépouillés avec soin, car les traces de silex sur le sternum, sur les deuxièmes phalanges des membres et sur les crânes de rennes autour de l'insertion des bois, indiquent des incisions aux points d'élection pour prélever méthodiquement la peau.

Le dépècement consistait en grandes désarticulations dont j'ai retrouvé les traces sur la hanche avec des marques sur la tête fémorale, puis sur la tibio-tarsienne avec des coupures astragaliennes ; le coude, l'épaule, la mâchoire inférieure et même la tête sont des régions où les incisions montrent que l'intervention était voulue et habituelle.

L'intérieur du thorax était vidé de ses organes, puisque

la face interne des côtes et les corps vertébraux portent des traces certaines de décarnisation.

Cette technique à laquelle on peut adjoindre toutes les autres preuves, concorde avec l'idée d'une alimentation essentiellement carnée. L'habileté constatée dans le débitage des animaux n'a été acquise qu'après une longue pratique.

Si la viande prélevée était ordinairement mangée crue on ne peut nier que parfois elle était grillée, les traces peu nombreuses d'os calcinés laissent supposer que la cuisson n'était pas ignorée.

D'ailleurs dans les petites grottes les traces de foyers existent, elles sont modestes et semblent insuffisantes pour répondre à tous les usages du feu, car la lutte contre le froid et contre les fauves exigeait un foyer intense.

*
* *

Partageant sa vie entre la chasse et les occupations du foyer, peut-on supposer que cet homme songeait aux objets de parure que nous retrouvons dans l'aurignacien ? Pourtant il me semble que de timides tentatives existent dans le moustérien ; une canine de renard et une phalange de renne portent un trou de suspension.

Ces objets ont été trouvés au milieu des débris de la station. On peut donc y reconnaître les plus anciens bijoux ou de timides essais de *grigris*.

Une autre trouvaille, faite déjà en Dordogne, est celle de morceaux d'oxyde de manganèse ayant subi de profonds grattages. Nul doute que la poudre produite avec intention était destinée à un usage que nous ignorons. Était-ce une substance employée par les guérisseurs de l'époque, ou

bien, nos sauvages préhistoriques s'en servaient-ils pour le maquillage?

*
* *

Les mœurs de cette époque sont entrevues à la loupe et à travers un voile épais ; cependant je serai plus affirmatif au sujet de l'anthropophagie. A La Quina aucun des vingt débris humains, dont un squelette et un crâne d'enfant, ne m'ont révélé la moindre trace de coupure ou de raclage sur les os. En dehors des rites funéraires qui expliquent parfois cette coutume, la faim ne poussait pas ces hommes à manger leurs semblables, car la viande des animaux était abondante.

Les inhumations, quoiqu'en Dordogne elles aient été reconnues, n'existent pas dans ce coin de la Charente. Tous les cadavres que j'ai trouvés étaient jetés à la rivière ou abandonnés sur les talus de déjections, et je ne pense pas que cette pratique puisse évoquer un culte quelconque des morts.

La constitution de cet être à peine humain et son genre de vie ont été ébauchés dans ce travail ; de nouvelles découvertes sont indispensables pour combler les lacunes de son histoire et de ses affinités.

Des milliers et des milliers de siècles nous séparent de l'époque où il vivait et les moyens dont nous disposons sont encore insuffisants pour sonder le recul de nos origines dans l'immensité du Passé.

TABLE ALPHABÉTIQUE

A

Académie des sciences, 38.
 Acheuléen, 23.
 Âge de l'homme fossile de La Quina, 74, 239.
 Alimentation des moustériens, 190.
 Alvéoles, 116.
 Angle platycéphalique, 207.
 Angle symphysien, 120.
 Angles auriculaires de Broca, 206.
 Angles craniens, 205.
 Angles mandibulaires, 130.
 ANTHONY, R., 65, 71, 108, 218, 230.
 Antropophagie, 253.
 Apophyse coronoidé (maxillaire), 127, 131, 140.
 Apophyse crista-galli, 56.
 Apophyses géni, 121.
 Apophyse mastoïde, 54, 86, 101.
 Apophyses orbitaires (mensuration), 56, 63, 96.
 Apophyse palatine, 117.
 Apophyse styloïde, 100.
 Apophyse zygomatique, 92, 106.
 Arcade orbitaire (mensuration), 59.
 Artère méningée moyenne, 66, 71, 104, 105.
 Astérion, 77, 81.
 Atlas, 214.
 Aurignacien, 14, 21.
 Axis, 215.

B

BARRIER (Professeur), 251.
 Bosses frontales, 63.
 Bosse occipitale, 74.
 BOULE (M.), 1, 3, 52, 74, 98, 114, 229.
 Bourrelet occipital, 74.
 BOUSQUET (Ch.), 238.

Branche horizontale du maxillaire inférieur, 119.
 BREUIL, 3.
 BROCA, 71, 198, 200, 206, 211.

C

Calcination des os, 23.
 Canal condylien, 83.
 Canal dentaire (orifice supérieur), 129.
 Canal pétro-mastoïdien, 104.
 Caractères féminins du squelette, 213, 239.
 Carie dentaire, 193.
 Cavité glénoïde du temporal, 97.
 Cavité olécranienne, 224.
 Cerveau, 65, 108.
 Cerveau (Cubage du), 211.
 Cervelet (Tente du), 79.
 Chambre pulpaire, 178.
 Chapelle aux Saints (crâne), 52.
 Chasse, 249.
 CHAUVET (G.), 8.
 CHOQUET (J.), 144, 146, 172.
 Circonvolutions, 65, 108.
 Circonvolutions néopalléales, 112.
 Conclusions, 244.
 Condyles du maxillaire inférieur, 130, 141.
 Condyles occipitaux, 82.
 Consolidation des os, 39.
 Couches archéologiques de La Quina, 10.
 Coup-de-poing, 24.
 Coupures sur les os, 18.
 Courbure du fémur, 229.
 Crâne (Angles du), 205.
 Crâne (Base du), 82.
 Crâne (Courbes du), 60.
 Crâne (Diamètres du), 198.
 Crâne (Elongation du), 72, 79.

Crâne (Épaisseur des parois du), 62, 67, 74.
 Crâne (Fractures du), 38.
 Crâne (Indices du), 202.
 Crâne (Reconstitution du), 45.
 Crâne (Superposition des profils), 209.
 Crâne du Turkestan, 92.
 Crête occipitale, 76.
 Crête sus-mastoidienne, 91.
 Crête temporale, 64, 69.
 Cubitus, 226.
 Cupules occipitales, 76.
 Cure-dent (Lésion de), 160, 164, 171, 183.

D

Déjections (Talus de), 21.
 Dentition de l'enfant moustérien, 178.
 Dents, 142.
 Dents (Conclusion du rôle des), 195.
 Dents (Occlusion des), 189.
 Dents (Radiographie des), 178, 183.
 Dents (Résumé de l'anatomie des), 181.
 Dents (Tassement des), 187.
 Dents (Traumatismes et pathologie des), 191.
 Dents (Usure des couronnes des), 183.
 Dents (Usure par frottement mitoyen des), 185.
 Dépècement, 18, 251.
 Désarticulations, 18.
 Déviation de la 1^{re} prémolaire inférieure, 170, 183.
 Diastème antérieur, 116, 156.
 Diastème postérieur, 119.
 DREULAFÉ et HERPIN, 178.
 Domestication des animaux, 250.
 DUBOIS (E.), 2.

E

Eboulements, 10.
 Ecaille du temporal, 91.
 Echancrure sigmoïde, 132.
 Elongation du crâne, 52.
 Email dentaire, 182.
Eminentia arcuata, 103.
 Encéphale, 108.
 Encéphale (Mesure du volume de l'), 211.
 Endocrâne, 65, 70, 77.

F

Facettes d'usure des dents, 185.
 Faune moustérienne, 23, 250.
 Fémur, 226.

Fossa subarcuata, 103.
 Fosse canine, 54, 106, 116.
 Fosse digastrique, 124.
 Fosse hypotrochantérienne, 233.
 Fosse temporale, 64, 96, 106.
 Foyers moustériens, 11, 252.
 Fractures du crâne, 42.
 FRAIPONT et LOHEST, 1, 52, 62, 74, 90, 123, 233.
 Frontal (Saillies du), 200.
 Frontal, 55.
 FSCHUMI, 6.

G

Géni (Apophyses), voir apophyses.
 Gingivite, 194.
 Glabellle, 58.
 Glandes de Paccioni, 66.
 Glaser (Scissure de), 99.
 Gonion, 130.
 Gordon, 6.
 Gorille (sinus frontal), 63.
 Gouttière sagittale, 65.
 Grimaldi (Grottes de), 4.
 Grimper (Action de), 88.

H

HAMY, 2, 123.
 HOUZÉ, 233.
 HUE (Ed.), 209, 251.
 Humérus, 218.

I

Immersion des cadavres, 33.
 Indices du crâne, 202.
 Indice frontal (cérébral), 109.
 Indice pilastrique, 229.
 Industrie, 4, 14.
 Inhumations, 31, 253.
 Inion, 76.
 Insula, 113.

K

KESSLER (F.), 6.

L

Laboratoire du Peyrat, 6.
 Lambda, 80.
 Langage, 83, 123.
 Langue (Innervation de la), 83.
 LASNON (C.-A.), 108.
 LE DOUBLE, 119, 141.
 Ligament cervical postérieur, 89.
 Ligne âpre, 232.
 Ligne courbe occipitale supérieure, 74.

Ligne courbe pariétale inférieure, 64, 91, 96.

Ligne temporale, 64.

Lissoirs, 22.

LOHEST (voir FRAIPONT).

M

MAC CURDY (G. G.), 6.

Mâchoire (Angles de la), 130.

Mâchoire d'Heidelberg, 118.

Mâchoire de Malarnaud, 123.

Mâchoire de Spy, 123.

Malaire (Os), 105.

Manganèse, 8, 18, 252.

MANOUVRIER (L.), 92, 130, 198, 201, 207, 208, 218, 228, 229, 236.

MAROT (H.), 26.

Mastication, 97, 140, 183, 195.

Maxillaire inférieur (branche montante), 126.

Maxillaire inférieur (robusticité), 133.

Maxillaire supérieur, 115.

Membres, 219.

Mensuration crânienne, 198.

Mensuration du renflement occipital, 78.

Moustérien évolué, 14.

Moustérien inférieur, 23.

Muscle digastrique, 124, 142.

Muscles de la mâchoire inférieure (Action des), 140, 190.

Muscles du membre inférieur, 235.

Muscles du membre supérieur, 222.

Muscles frontaux, 59, 89.

Muscles géni, 123.

Muscle masséter, 95, 127.

Muscle mylohyoïdien, 127.

Muscles de la nuque, 84.

Muscles occipitaux, 88.

Muscles ptérygoïdiens externes, 105, 131.

Muscles ptérygoïdiens internes, 129.

Muscles temporaux, 96, 132.

N

NAHAN (Dr), 180.

Nerf auditif, 103.

Nerf facial, 103.

Nerf grand hypoglosse, 83.

Nerf trijumeau, 105.

Nerf de Wrisberg, 103.

Nuque (Muscle de la), 84.

O

Occipital, 73.

Occlusion des dents, 189.

Opércule frontal, 112.

Os tympanique, 100.

Ossements utilisés, 11, 13.

OVION (Dr Louis), 40.

P

Palais, 118.

Pariétaux, 67.

Parures, 18.

Pathologie de l'humérus, 220.

Pathologie dentaire, 191.

PEABODY (Ch.), 6.

Percuteurs, 22.

PEYRONY (D.), 18.

Pièces humaines de La Quina (Liste des), 242.

Pithécantrophe, 92, 209.

Platycéphalie (Angle de), 207.

Platymérie, 228.

POINSOT (M.), 172.

POIRIER (P.), 67, 82, 91, 131, 222, 229, 240.

Prémolaire (Déviation de la 1^{re} inférieure), 170, 183.

Prognatisme, 54.

Q

QUATREFACES (de) et HAMY, 2.

R

Racine adventive, 173.

Radiographie des dents, 178.

Rainure du digastrique, 103.

RAMONET, 8.

Rayures sur l'émail des dents, 144, 190, 191.

Reconstitution du type néanderthalien, 238.

Réoccupation moustérienne, 11.

Résumé de l'anatomie dentaire, 181.

RIVET (P.), 230, 237.

RIVIÈRE (E.), 8.

Robusticité du maxillaire inférieur, 133.

ROCHEBRUNE (de), 14.

Rochers, 103.

S

SARTORIUS, 6.

SCHWALBE, 6.

Scissure de Glaser, 99.

Sépultures moustériennes, 30, 33, 233.

Sertissure des dents, 182.

Sexe du fossile de La Quina, 110, 239.

SIFFRE (Dr), 146, 160, 162, 171, 187, 191, 192.

Silex taillés, 14.
 Sinus frontaux, 62.
 Sinus latéral, 79, 104.
 Sinus longitudinal, 65.
 Sinus maxillaire, 117.
 Sphénoïde, 46, 104.
 Sphéroïdes calcaires, 14.
 Spy (Crâne de), 52.
 Station verticale, 237.
 Suture coronale, 66.
 Suture lambdoïde, 80.
 Suture sagittale, 71.
 Symphyse du menton, 121.

T

Tartre dentaire, 194.
 Tassement des dents, 187.
 Temporaux, 90.
 TESTUT (L.), 88.
 Tête (Aspect général de la), 52.
 Tête (Equilibre de la), 88.
 TILLAUX (P.), 90.

TOPINARD (P.), 200.
 Torus frontalis, 58.
 Torus occipitalis, 73.
 Traumatismes des dents, 191.
 Trochanter (Troisième), 233.
 Trou auditif, 101.
 Trou mentonnier, 120.
 Trou occipital, 82.
 Trou ovale, 105.
 Trou petit rond, 105.
 Tympanique (Os), 100.

U

Usure des dents (Facettes d'), 185.

V

Vertèbres cervicales, 214.
 Voultron (Vallée du), 6.

W

WEGELI, 6.
 Wormiens (Os), 81.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. — HISTORIQUE DU GISEMENT DE LA QUINA	5
CHAPITRE II. — HISTORIQUE DE LA DÉCOUVERTE DU SQUELETTE HOMO 5	25
CHAPITRE III. — DÉGAGEMENT DU CRÂNE	36
Reconstitution du crâne	43
CHAPITRE IV. — ASPECT GÉNÉRAL DE LA TÊTE	52
Description des os du crâne	55
Le Frontal	55
Les Pariétaux	67
L'Occipital	73
Muscles de la nuque	84
Les Temporaux	90
Le Sphénoïde	104
Les Malaires	104
CHAPITRE V. — L'ENCÉPHALE	108
CHAPITRE VI. — LES MAXILLAIRES ET LES DENTS	115
Le Maxillaire supérieur	115
Le Maxillaire inférieur	118
A propos de la robusticité du maxillaire inférieur	133
Actions des muscles de la mâchoire inférieure	140
Dents	142
Radiographie des dents	178
Résumé de l'anatomie dentaire	181
Usure des dents. Mastication	183
Occlusion des dents	189
Traumatisme et pathologie des dents	191
Conclusion du rôle des dents	195
CHAPITRE VII. — MENSURATIONS CRANIENNES	198
Volume de l'encéphale	211

	Pages.
CHAPITRE VIII. — VERTÈBRES CERVICALES.	214
CHAPITRE IX. — MEMBRES SUPÉRIEURS	218
MEMBRES INFÉRIEURS	226
CHAPITRE X. — RECONSTITUTION DU TYPE NÉANDERTHALIEN DE LA QUINA (HOMO 5).	238
Age et Sexe.	238
CHAPITRE XI. — LISTE DES PIÈCES OSSEUSES HUMAINES TROUVÉES A LA QUINA DE 1908 A 1921.	241
CONCLUSIONS.	244
TABLE ALPHABÉTIQUE.	255

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA



3 0112 119957337